Der Oeffnungsmechanismus der Tulipa-Anthere

Inaugural-Dissertation

zur

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

der

mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

UNIVERSITÄT FREIBURG i. d. Schweiz

vorgelegt von

Jacob M. Schneider, Dr. theol.

aus

Altstätten (Ct. St. Gallen)

ALTSTÄTTEN
Buchdruckerei „Rheintalische Volkszeitung"
1908

Der Oeffnungsmechanismus der Tulipa-Anthere

Inaugural-Dissertation

zur

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

der

mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

UNIVERSITÄT FREIBURG i. d. Schweiz

ACAD.
LUGD BAT.
BIBL.

vorgelegt von

Jacob M. Schneider, Dr. theol.

aus

Altstätten (Ct. St. Gallen)

ALTSTÄTTEN
Buchdruckerei „Rheintalische Volkszeitung"
1908

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545307_0076

DEM

HOHEN ANDENKEN

SR. GNADEN, DES HOCHWÜRDIGSTEN HERRN

AUGUSTINUS EGGER

EHRENDOKTOR DER UNIVERSITÄT FREIBURG (SCHWEIZ)

WEILAND

BISCHOF VON ST. GALLEN

IN

EHRFURCHT UND DANKBARKEIT

GEWIDMET

ERSTER TEIL.

Geschichtlicher Stand der Frage im Allgemeinen.

1. Uebersicht der bisherigen Anschauungen und Widersprüche.

Das Studium der Antherenöffnung begann schon vor 100 Jahren und setzte sich mit verschiedenen Unterbrechungen fort bis heute. Die Ergebnisse, die es zu Tage förderte, widersprachen zum Teil einander diametral und auch heute ist das Problem noch nicht unbestritten gelöst. Da die Geschichte dieses Studiums schon wiederholt eingehend dargelegt wurde, so noch Ende 1905 von *Colling*[1]), so kann ich mich damit begnügen, die verschiedenen Anschauungen zu skizzieren und dazu die Namen zu stellen, die sich daran knüpfen. Der Bequemlichkeit halber erinnere ich noch vorher an die allgemeinen anatomischen Verhältnisse der reifen Antherenwand.

Die Wand einer reifen Antherenklappe besteht in der Regel aus Epidermis, Faserzellschicht und Tapetenschicht. Schon *Purkinje*[2]) nannte die Epidermis Exothecium und das Faserzellgewebe Endothecium. Bei manchen Arten besteht das Faserzellgewebe aus einer einzigen, bei anderen aus mehreren Faserzellschichten. Die dünne Membran der Faserzellen besitzt aussteifende Fasern, die isoliert oder miteinander verbunden sind und sich bei den verschiedenen Zellarten verschieden weit über die Zellwände hin erstrecken. Die verschiedenen Faserzellarten wurden studiert und beschrieben besonders von *Purkinje, Chatin, Leclerc du Sablon, Schinz, Steinbrinck* und *Colling*, deren Publikationen[2]) bezügliche Abbildungen enthalten.

[1]) Siehe *Literaturverzeichnis*, das *alphabetisch* geordnet ist.

[2]) *Literaturverzeichnis* am Schlusse dieser Arbeit.

Ich spreche hier nicht von den poriciden oder sonstwie eigenartig eingerichteten Antheren, sondern von denen, welche die Regel bilden, also mit einem Längsspalte und Zurückkrümmung der Klappen sich öffnen. *Als Oeffnungsursache dieser Antheren wurde bezeichnet:*

1. *Der Druck der wachsenden Pollenmasse,* von Mirbel 1806[1]), C. F. Ludwig[2]), teilweise Purkinje 1830. — *Bekämpft* von Treviranus 1838, Meyen 1839, H. v. Mohl 1845.

   Diese Ursache konnte offenbar nur für das erstmalige Oeffnen in Betracht kommen.
2. *Aktive Bewegung der Fasern,* von Purkinje 1830, Meyen 1828—1839, Chatin (teilweise) 1870, Schinz 1883. — *Bekämpft* von Mohl 1845, Schrodt 1885, Leclerc du Sablon 1885, Steinbrinck 1891—1906, Brodtmann 1898, Schwendener 1899, Colling 1905.
3. *Die Wandaustrocknung und dadurch eintretende Schrumpfung* (also „hygroskopische Schrumpfung") *der Epidermis, welcher die Hauptrolle zugeteilt wird, sowie der dünnen Faserzellmembranen,* von Mohl 1830 und 1845, Duchartre, Chatin (teilweise) 1870. — *Bekämpft* von Schinz 1883; bezüglich der Epidermis bekämpft ausserdem von Schrodt 1885, Leclerc du Sablon 1885, Steinbrinck, Brodtmann 1898, Schwendener 1899, Colling 1905.
4. *Die hygroskopische Schrumpfung der dünnen Faserzellmembranen,* von Schrodt 1885, Leclerc du Sablon 1885, Steinbrinck 1891—1898 (gibt unwesentliche Faserbewegung zu), Brodtmann 1898, Schwendener 1899, Colling 1905. — *Bekämpft* von Kamerling 1898, Steinbrinck 1898—1906, Schrodt (für das erstmalige Oeffnen) 1901.
5. *Die durch Kohäsionszug des schwindenden Füllwassers bewirkte Einfaltung der dünnen Membranen der Faserzellen,* von Kamerling 1898, Steinbrinck 1898—1906; als Ausnahme für 4 Arten, von Colling 1905. — *Bekämpft* von Brodtmann 1898, Schwendener 1899, Schrodt 1901, Colling (mit vier Ausnahmen) 1905.

[1]) Die Zahlen hinter den Namen der Autoren bezeichnen die *Jahre,* in welchen die bezüglichen Arbeiten erschienen sind.

[2]) Zitiert von *Treviranus;* Ludwigs Arbeit „de pulvere antherarum" fehlte in mehreren darüber befragten Bibliotheken.

6. *(Für das erstmalige Oeffnen) die Turgorabnahme in den Faserzellen,* von Schrodt 1901. — *Bekämpft* von Steinbrinck 1901, Colling 1905 (Aussprache übrigens nicht ganz klar).

Aus dieser gedrängten Zusammenstellung ersieht man erstens, dass die Publikationsfolge bis zum Jahre 1883 grosse chronologische Lücken aufweist, während von 1883 an kein beträchtlicher Stillstand mehr eintrat; zweitens, dass die drei zuerst aufgetretenen Anschauungen seit dem Jahre 1885 ausnahmslos abgelehnt wurden. Von 1885 bis 1898 wurde nur noch die hygroskospische Schrumpfung der dünnen Faserzellmembranen als Ursache der Klappenöffnung bezeichnet, seit 1898 bis zur Gegenwart aber ihr gegenüber von *einem* Autor der Kohäsionszug des Füllwassers mit grosser Beharrlichkeit geltend gemacht, während die „Turgorhypothese" vom Jahre 1901 nach dem durch *Steinbrinck* erfolgten ersten Angriff nicht mehr geschützt wurde. *Es stehen sich also seit 5 Jahren nur noch zwei Anschauungen gegenüber, von denen die eine für „Hygroskopie", die andere für „Kohäsion" als Oeffnungsursache eintritt* und deren Begründungen wir nun vernehmen wollen.

2. Gründe für Annahme des Kohäsionsmechanismus.

Steinbrinck (31, p. 166)[1]) schreibt im Sinne *Kamerlings:* „Die Kraft, die den Zellraum verengt, ist der Zug des in ihm enthaltenen Wassers, welches, an den Wandungen adhärierend, diese mit nach innen zieht und in Falten legt, wenn es durch Verdunstung abnimmt. Widersteht zuletzt die zusammengepresste Zellmenbran der weiteren Verbiegung, so zerreisst das Füllwasser in sich (oder es löst sich von der Wand ab?)." Diese Kontraktionsart muss somit dann vorhanden sein, wenn die Kontraktion sich vollzieht, während die Zellräume noch mit Wasser erfüllt sind. Tatsächlich beobachtete *Steinbrinck* (30. p. 102 und 103; 31, p. 169 und 170) an Antherenmaterial von *Crocus* und *Tulipa,* „dass sich zahlreiche Zellen derselben verkürzten, während sie

[1]) Die erste Zahl verweist auf die betreffende Nummer im Literaturverzeichnis am Schlusse dieser Arbeit, p. auf die Seitenzahl. Bei Autoren mit nur *einer* Publikation genügt im Text die Notierung der Seitenzahl.

noch ganz mit Wasser gefüllt waren." Dieselbe Erscheinung konstatierte *Steinbrinck* an „ganzen Antherenklappen" mancher anderer Arten. Es ergaben sich indes auch „zweifelhafte" Ergebnisse (30, p. 100). Er beruft sich darum auf einen für ihn absolut sicheren *zweiten Grund* (31, p. 169; 40, p. 554 etc.): „Wenn die Radialwände nämlich auf die benachbarten tangentialen einen so erheblichen Druck ausüben (infolge der vorgeblichen „Schrumpfung") und somit selbst eine hohe Zugspannung erleiden sollten, so müsste man erwarten, dass sie sich in trockenem Zustande auf Tangentialschnitten *straff gestreckt* erwiesen, wie sie in der frischen Anthere auftreten. In der Tat findet man sie aber in trockenen Staubbeuteln *stark zerknittert.*" Beispiele: *Digitalis, Gladiolus, Tulipa, Fritillaria.* Als *dritten Grund* führt *Steinbrinck* an (44, p. 723 etc.): das „Ausbleiben der Kontraktion bei Verhinderung des Kohäsionszuges". Dieses Ausbleiben ist „dadurch erzielt worden, dass die geschlossene, aber völlig reife Anthere längere Zeit in möglichst wasserfreien Alkohol eingelegt und darauf im Vakuum zu raschem Austrocknen gebracht worden ist. Der Alkohol ist nämlich in der Luftleere zu rasch entwichen, als dass er einen genügend starken Kohäsionszug hätte ausüben können". Einen *vierten Grund* bietet nach ihm der Umstand, (32, p. 100), dass der Schrumpfungs-Koefficient zu niedrig ist, „um die ausserordentliche Verkürzung und Krümmung hervorzubringen, die an ganzen Antheren makroskopisch zu konstatieren ist".

Versuch der Lösung einer Schwierigkeit durch *Steinbrinck.* Beim Annulus bestimmter Farn-Sporangien ist die Kohäsions-Kontraktion zweifellos sichergestellt, aber eben-so „die für den Kohäsionsmechanismus so typischen Sprünge" *(Steinbrinck* 29; *Ursprung* 48, p. 36). Dieses „Springen" und „Zucken" fehlt bei dem Kontraktionsvorgange der Antheren. *Steinbrinck* sagt hiezu (32, p. 100), „dass ihre dynamischen Zellwände nicht, wie bei dem Farnannulus und dem Schleuderapparat mancher Lebermoose, elastisch zurückspringen, sondern verbogen bleiben, kann somit nur auf der gegenseitigen *Adhäsion enggepresster Wandpartien* oder darauf beruhen, dass die Membranen infolge der Wasserentziehung ihre Geschmeidigkeit verloren haben und in zerknittertem Zustande *starr* geworden sind". Bezüglich der Konsequenz hieraus für die Wiederausdehnung der Antherenwand

bei erneutem Wasserzusatz betont *Steinbrinck* (32, p. 101): „Wir haben es hier in der Tat nicht mit Quellung, sondern mit „*Entfaltung*“ von Membranen zu tun. Das treibende agens derselben ist die *freigewordene Elastizität* der vorher durch den Kohäsionszug des Wassers angespannten Verdickungsmassen der Wandungen.“

3. Gründe für Annahme des hygroskopischen Mechanismus.

1. *Schwendener* schreibt (24, p. 2): „Die Oeffnungsbewegung einer Antherenklappe beginnt erst, *wenn alle Flüssigkeit aus dem Lumen der Faserzellen verschwunden* und die Klappe infolgedessen bei durchfallendem Licht schwarz geworden ist.“ Es wurde dies konstatiert bei verschiedensten Arten, worunter ebenfalls *Tulipa (Gesn.)*. Dasselbe behaupteten vor Schwendener schon *Leclerc du Sablon* und *Brodtmann*, nach Schwendener *Colling*.

2. *Schwendener* sagt weiter (24, p. 3): „Im ausgetrockneten Zustande erscheinen die Zellhäute der Faserzellen in derjenigen Richtung, welche zu den Verdickungsleisten aufrecht steht, stark kontrahiert, sie bleiben aber *nach wie vor straff gespannt, ohne jemals Falten zu bilden*.“ Unter den Beispielen befindet sich wieder *Tulipa*.

3. *Brodtmann, Schwendener, Schrodt* und *Colling* beobachteten, wie auch *Steinbrinck*, niemals „Springbewegungen“; sie sehen hierin jedoch — *gegen Steinbrinck* — einen Beweis für das Fehlen der Kohäsionskontraktion, wofür *Brodtmann* und *Colling* besondere Gründe anführen, auf die ich später zu sprechen komme.

4. *Schwendeners* Messungen (24, p. 5) zeigen, „dass die Kontraktion der Zellhäute in einer zum Faserverlauf rechtwinkligen Richtung eine sehr beträchtliche, zum Teil überraschend grosse ist“. Es ist also keine Membranfaltung durch Kohäsion nötig zur starken Verkürzung der Antheren.

5. Nach *Schwendener* (24, p. 7) fehlen sogar „irgendwelche Beziehungen zu besonderen Adhäsionswirkungen des Inhaltes.“ Hiernach ist also ein starker Kohäsionszug gar nicht möglich.

6. Nach *Brodtmann* (p. 41) ist die Kohäsionskontraktion gleichfalls unmöglich, denn es müsste dabei „die Membranfalte, welche in die eine Zelle eingestülpt wird, — notwendig aus der Nachbarzelle ausgestülpt werden" und es müsste folglich „die Kohäsionskraft des Wassers" *ungleich* wirken.

4. Vergleichungsresultat.

Wenn man diese Zitate und Berichte nebeneinander stellt, so fällt auf, dass man nicht bloss vor entgegengesetzten Theorien, sondern angeblich auch vor *entgegengesetzten Tatsachen* steht. Da erheben sich von selbst die Fragen: Zeigen verschiedene Individuen derselben Art widersprechende Eigenschaften? Oder ist vielleicht von irgend einer Seite unrichtig beobachtet worden? *Jost* ist freilich von der Gegensätzlichkeit der berichteten Tatsachen ihrem Wesen nach nicht überzeugt. Er kann sich zwar gleich *Haberlandt* (7, p. 492 und 495) noch für keine Theorie entscheiden, wiewohl ihm die „Kohäsionshypothese" leistungsfähiger zu sein scheint, aber er äussert die Ansicht (8, p. 515): „. . . wohl aber haben wir zum Schluss darauf hinzuweisen, dass die Kohäsion des Füllwassers vielleicht auch bei den Quellungsvorgängen mitspielen könnte, so dass also zwischen Quellungs- und Kohäsionserscheinungen *nicht der prinzipielle Gegensatz* vorläge, wie es auf den ersten Blick zu sein scheint. Wir sahen, dass nach *Bütschli* den quellbaren Körpern ein wabiger Bau zukommt. Die Kräfte, die zur Deformation der Wabenwände führen, werden wir jetzt unschwer in dem *Kohäsionszug der verdunstenden Wabenflüssigkeit* erkennen. Wir können also die einzelne Wabe mit der fibrösen Zelle der Antherenwand vergleichen." Dieser Vermittlungsversuch baut sich indes auf eine blosse Hypothese auf; er würde jedoch das vorliegende Problem auch dann nicht lösen, wenn der „wabige Bau" der Membranen Tatsache wäre, denn es besteht ganz unabhängig davon, ob die inneren Vorgänge der Membranschrumpfung auf wabigem oder micellarem Bau basieren, wie wir später sehen werden.

Es schienen sich mir im Verlaufe meiner Untersuchungen Anhaltspunkte zu bieten, welche eine wirkliche Lösung der Schwierigkeiten ohne neue Hypothese anbahnen; es erwies sich

aber zugleich als notwendig, das Studium auf einzelne Objekte zu konzentrieren und nicht mit rascher Entscheidung von Objekt zu Objekt zu gehen. Und da es zur Ermöglichung sicherer Urteile in den so stark umstrittenen Punkten wesentlich darauf ankommt, möglichst reelle Bilder der Oeffnungsvorgänge vorzuführen, so werde ich den Verlauf mehrerer Versuche mit peinlicher Treue beschreiben, in der Ausdehnung, wie mein Auge sie verfolgen konnte. Die logische Richtigkeit der nachher herausgestellten Ergebnisse kann dann jedermann selbst kontrollieren. Als Versuchsobjekt benutzte ich hauptsächlich Antheren von *Tulipa*. Diese wurde in eingehender Weise von so vielen Forschern behandelt, wie kaum eine andere Art. Sie bildet somit das gegebene Objekt zur Prüfung der Richtigkeit der verschiedenen Beobachtungen und Anschauungen.

ZWEITER TEIL.

Anatomie.

1. Anatomie der reifen Tulipa-Anthere.

A.

Die *Länge* der reifen, frischen Tulpen-Antheren verschiedener Arten wechselt stark, die *Breite* weniger. Als Minimum erhielt ich etwa 10 mm, als Maximum etwa 24 mm Länge, sowie 2,2 mm und 3,5 mm Breite. Es ist indes möglich, dass die absoluten Extreme noch etwas weiter auseinander liegen. Als Antherenfarbe beobachtete ich weiss, gelb, dunkleres Rot, dunkelblau, violett. Die Farben verschwinden langsam bei längerem Liegen der Antheren in kaltem Wasser, ebenso beim Sieden derselben. Weisse und gelbe Antheren traf ich nur in weissen und gelben Blüten an. Für ausreichend genaue Beobachtungen der inneren Vorgänge beim Wasserverlust sind Schnitte von anderen als weissen und gelben, resp. sehr hellen Antheren der Dunkelheit wegen sehr ungeeignet, oft ganz unbrauchbar.

Die Klappen scheinen in allen normalen Fällen mit Pollenkörnern prall angefüllt zu sein.

Die reife Antherenwand besteht aus *einschichtiger Epidermis*, dem an diese anschliessenden *Faserzellgewebe* und dem zwischen diesem letzteren und der Pollenmasse sich befindenden zerdrückten *Rest der Tapetenzellschichten.*

B.

Höhe und Breite der *Epidermiszellen* im Querschnitt, wie auch im Tangentialschnitt wechseln bedeutend und regellos. Ich gebe nur folgende wenige Zahlen für Epidermiszellen des gleichen Klappenquerschnittes:

Höhen in μ: 9,2; 12,2; 15,3; 21,4; 30,6.

Zelle	a	breit	μ 64	hoch	μ 27
„	b		31		26
„	c		21		31

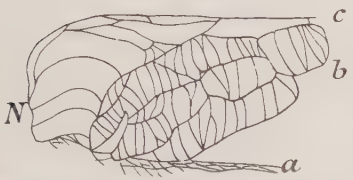
Diese Maße bezeichnen die normale Breite und Höhe, nicht etwa Ungleichheiten infolge Verbiegung und Ausbuchtung. Die Spaltöffnungsapparate bilden kleine, papillenartige Erhöhungen an der Antherenfläche. An einem Epidermisstück, das 3,6 mm lang und nur 0,43 mm breit war, zählte ich 22 Stomata.

Bei frischen oder wassergefüllten Tulpenantheren gelingt es, nach feinem Quereinschnitt ein mehr oder weniger langes Stück Epidermis von der Wand loszutrennen, ohne Faserzellen mitzureissen. Meist findet man jedoch da oder dort am abgezogenen Epidermisstreif eine kleinere oder grössere Gruppe Faserzellen. Es scheint demnach, dass die Stärke der Verwachsung der Faserzellen unter sich und mit den Epidermiszellen nicht sehr verschieden ist.

C.

Das *Faserzellgewebe* der Tulpenantherenklappen ist grösstenteils mehrschichtig. *Colling* (p. 51) weist darauf hin, dass bei den mehrschichtigen Faserzellgeweben die Mehrschichtigkeit bei der Grosszahl der Arten erst „in einiger Entfernung von der Naht beginnt" und dann „ganz in der Nähe des Connectivs noch zuzunehmen pflegt". Nach ihm ist das Endothecium von *Tulipa Gesn.* „meist dreischichtig". Diese Betonung *Collings* von der wechselnden Schichtstärke im gleichen Endothecium ist sehr am Platze. Mein Material bietet aber eine noch grössere Manigfaltigkeit und zugleich eine etwas andere Anordnung. An die *Risslinie* („Naht") grenzt eine Gruppe länglicher Zellen ohne Wandverdickungen; als kurze und unzweideutige Bezeichnung wende ich für sie den Ausdruck *Nahtparenchym* an. (Siehe Figur 1.)

Fig. 1.

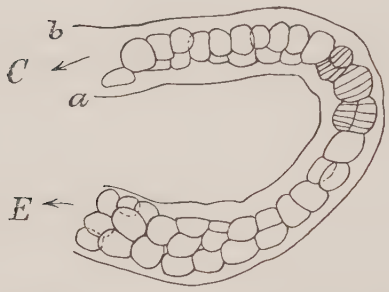


Ende eines Klappenquerschnittes. Bei a Tapetenreste, b Faserzellen, c Epidermis. Die grossen, faserlosen Zellen bei N sind *Nahtparenchymzellen.* — (Mit Prisma gez., 103 mal vergr.)

D.

An das Nahtparenchym schliesst sich das *Faserzellgewebe* an, das sofort mit *3, 4 bis 5 Schichten* länglicher Faserzellen einsetzt, deren Längsaxe schief zur Vertikalen liegt, die man sich von der Epidermis zur Tapete gezogen denkt. Dabei schauen die unteren Zellenden schief gegen Naht und Tapete, die oberen gegen Epidermis und Connectiv. Diese Faserzellgruppe macht aber meist rasch einer *Doppelschicht* von Faserzellen Platz, die den Klappenquerschnitt bis ganz oder fast ganz zum Connectiv durchzieht, aber charakterisiert ist durch folgende *Unregelmässigkeiten*. Diese doppelte Schicht ist an einigen Stellen, besonders in der Gegend der starken Krümmung der Klappe, jedoch zuweilen auch ausserhalb derselben, von einer *einzigen* grossen Faserzelle durchbrochen, wodurch also das Endothecium einschichtig wird. Tul. Gesn. zeigt diesen Wechsel ebenso wie andere Tulpenarten. Ferner finden sich mitunter wiederholte Zellteilungen, wodurch die normale Doppelschicht lokal in eine dreifache übergeht. (Siehe zu diesen Ausführungen Fig. 1 und Fig. 2.)

Fig. 2.



Fast ganzer *Klappenquerschnitt*. Bei E liegt das Ende mit dem Nahtparenchym, bei C das Connectiv. Bei a Tapetenreste, b Epidermis. — *Alle* eingezeichneten Zellen sind *Faserzellen*. Die Fasern sind nur in wenigen Zellen eingezeichnet. (Mit Prisma gez., 58 mal vergr.)

Die Faserzellen der verschiedenen Schichten unterscheiden sich im Querschnitt fast stets in der Grösse. *Colling* (p. 48) bemerkt sehr gut: „Gewöhnlich sind nämlich die Zellen der innern Schicht nach allen drei Dimensionen kleiner -- oft bedeutend kleiner — als die der äussern . . .“; die Zellbreite bei mehr als zwei Schichten macht aber eine Ausnahme.

Aber auch in der gleichen Zellschicht wechseln die Zellgrössen. Folgende Höhen- und Breitenmaße in μ erhielt ich an normal ausgedehnten, wassergefüllten Faserzellen eines Querschnittes:

Zellen der äussersten Schicht (an der Epidermis):

breit	μ 75	hoch	μ 61
	94		42

		breit	μ 73	hoch	μ 36
			73		43
			61		55

Zellen einer Gruppe hintereinander:

Aeusserste	Schicht	breit	μ 62	hoch	μ 55
2.	„		73		54
3.	„		67		43
4.	„		85		38
5.	„		54		31

Zellen einer normalen Doppelschicht: a b c liegen nebeneinander und a hinter a, b hinter b, c hinter c.

Von der äussern Schicht:

Zelle	a	breit	μ 77	hoch	μ 56
„	b		80		56
„	c		74		68

Von der innern Schicht:

Zelle	a	breit	μ 51	hoch	μ 40
„	b		67		29
„	c		24		29

In dieser *Doppelschicht von Tulipa Gesn.* stehen somit die innern Zellen den äussern an Breite und Höhe regelmässig und auffallend stark nach. Bei der vorhergehenden anormalen Gruppe dagegen nehmen nur die Zell*höhen* nach innen beständig ab, Ausnahmen von diesen Verhältnissen fand ich nie über grössere Strecken ausgedehnt.

Wir werden später sehen, dass die Grössenverschiedenheit der Zellen nicht weniger als die Schichtenzahl eine Bedeutung hat für die Bestimmung der Krümmungsursachen, die bisher übersehen wurde.

2. Die Fasersysteme.

Schinz (p. 34 und 35) sagt betreffs *Tulipa:* „dass die Bodenwand stark verdickt ist, die Seitenwände dagegen auf ihrer ganzen Ausdehnung eine nach aussen (nach der Epidermis) abnehmende Verdickung zeigen (im Querschnitt also überall keilförmig erscheinen), und dann erst noch auf diese verdickten Wände die

Leisten einer *Griffzelle* aufgesetzt sind. Dieses Vorkommnis treffen wir meist nur an den Stellen der Valveln, wo die stärkste Bewegung stattfindet, also in der Mitte und dann gegen das Connectiv hin". Ferner: „dass die Verdickungsleisten der Griffzellen oft in vielverschlungene Bänder übergehen . . ." *Steinbrinck* (26, p. 46) schreibt der Tulpenanthere gleichfalls *Griffzellen* zu, schliesst aber Uebergänge und Ausnahmen nicht aus. *Schwendener* (24, p. 5) sagt: „Wo ein Unterschied in der Kontraktionsgrösse nur im mittleren Teil der Antherenwand zur Geltung kommt, wie bei *Tulipa,* da ist auch das Vorkommen *typischer Sternfiguren* auf die Innenseite dieses Teiles beschränkt. Die gerade bleibenden Wandpartien der Klappe zeigen nur unvollständige oder gar keine Sternfiguren." Nach *Colling* (p. 49) kommen bei *Tulipa G.* vor: U-Fasern, „auch Ringfasern", ferner an den Stellen stärkster Krümmung solche Fasern, die „auf der Innenwand häufiger als sonst anastomosieren", und ebendaselbst „nicht selten" Griffzellen. — Wie man sieht, sind *Collings* Beobachtungen am reichhaltigsten und ergänzen diejenigen seiner Vorgänger bei diesem offenbar schwierigen Objekt. Alle diese Autoren verzeichnen „Griffzellen"; auch *Schwendeners* Zellen mit „typischen Sternfiguren" sind solche. *Schinz* beschreibt sie mit folgenden Worten; „die Verdickungsart glaube ich am besten durch den Vergleich mit einer *Hand* klar machen zu können, deren Finger so gestellt sind, als würden sie eine mittelgrosse Kugel (Billardkugel) umfassen[1]), ich kann daher *Chatins* Bezeichnung dieser Zellen „cellules en griffe" am besten mit Griffzellen wiedergeben. Die Handfläche[2]) soll die Boden-, die Finger die Seitenwandverdickungen vergegenwärtigen. Die Leisten sind keilförmig, die Enden, die sich an die obere, der Epidermis zugewandte, unverdickte Membran anlegen, ganz dünn." Die *Griffzellen* besitzen also auf der tapetenwärts gelegenen Seite, d. h. auf der „Innenseite", eine Verdickungsplatte[2]), von welcher Verdickungsleisten gleich Fingern radiär ausstrahlen. Die Verdickungsplatte kann natürlich verschiedene Grössen haben, sie kann auch durchlöchert[3]) sein. Ist sie geteilt, so dass wir eigentlich zwei Platten

[1]) Vergleiche *Tafel,* a.
[2]) „ „ b (mittlere Zellen).
[3]) „ „ i, k (Zelle links).

vor uns haben, zwischen denen ein faserfreier Streifen dünner Membran liegt, oder von sonstwie ähnlichem Bau[1]), so hat man die „aufgelösten Sternfiguren" nach *Steinbrinck* und *Schwendener* vor sich. — Die *Ringfasern* liegen unter sich parallel und ohne Anastomosen in den Zellen. Die U-Fasern sind unvollständige Ringfasern, man kann sie mit Ringen vergleichen, aus denen auf der epidermwärts gelegenen Seite ein Stück herausgebrochen ist.

Ausser den wenigen Ringen *Collings* sind alle genannten Fasersysteme auf der Epidermisseite offen. Biegen sich infolge irgendwelcher Ursache die Faserenden näher gegeneinander, während dessen die Innenseite, verdickt durch die Faserplatte (Griffzellen) der Kontraktion widersteht, so muss sich notwendig eine konkave Aussenkrümmung der Klappe ergeben. Man versteht hieraus — wenn die traditionellen Ansichten vom Krümmungsmechanismus, speziell auch der Tulpenantheren, richtig sind —, dass besonders die Stellen stärkster Krümmung typische Sternzellen aufweisen müssen. Umsomehr war ich erstaunt, als ich bei meinen Tulipa-Antheren verschiedenster Herkunft *bezüglich der Aussenwände der Faserzellen wesentlich andere Verhältnisse* antraf und ebenso bezüglich der Verteilung der Fasersysteme.

Ich fand nämlich bei fast ausnahmslos allen Zellen sowohl innerhalb als ausserhalb der Zonen stärkster Krümmung *geschlossene Fasern auch auf der Epidermisseite.*[2]) Ich zog ein Stück Epidermis mit anlagernder Faserzellschicht von einer Antherenklappe ab und betrachtete dieses Objekt ohne weitere mechanische oder chemische Eingriffe in verd. Glycerin von der Tapeten- und von der Epidermisseite. Die Fasern waren sämtlich auch auf der Epidermisseite durchgehend, die meisten anastomosierten, manche bildeten kleinere oder grössere Faserplatten. Die Anastomosen und Faserplatten sind allerdings nicht zu sehen mit schwachen oder mittelstarken Objektiven. Ich war überrascht, als ich nachträglich die von *Purkinje* im Jahre 1830 angefertigte sorgfältige Zeichnung sah. Nach ihm (p. 35) sind bei *Tulipa G.* die Zellen versehen mit „fibris — ad paginam epidermalem inflexis non continuis". Aber seine Zeichnung (Tab. III, 14, b) beweist diese Ansicht keineswegs. Er zeichnete nämlich kein einziges Faserende, sondern die Fasern, mit Ausnahme einer Ringfaser,

[1]) Vergleiche *Tafel,* b (äussere Zellen), e, g, h, i, k (Zelle rechts).

[2]) Siehe *Abbildungen* auf beigegebener *Tafel:* Gruppe I, III und IV.

verschwinden im Bilde unter einer unbestimmbaren Decke; es fehlte ihm vielleicht nur an genügend hellen und scharfen Objektiven, um den Faserverlauf an jenen sehr schwierigen Stellen zu sehen. Sein Urteil gründete sich auf Vermutung und nicht auf die Wahrnehmung der Tatsachen. Hätten die Autoren, welche in den letzten Jahrzehnten über das gleiche Objekt Untersuchungen veröffentlichten, gleich *Purkinje* die Fasern von der Epidermisseite aus zu zeichnen versucht, so hätten ihnen bei Anwendung entsprechender Methoden die wirklichen Verhältnisse nicht entgehen können. Um nicht zu irren, untersuchte ich auch *wassererfüllte* Klappenstücke von einer Krümmungszone unter Anwendung von Oelimmersion. Die vorhandenen Faserenden[1]) hätten da die grösste normale Entfernung haben müssen. Statt dessen *fand ich viele durchgehende Ringe und viele verschiedenartigste Anastomosen auf der Epidermisseite* (Tafel, b bis g und l, m) ohne einen einzigen sichern Fall offen endender Fasern. Was die Sichtbarkeit so sehr herabsetzt, ist die Fältelung der Cuticula. Wiederholtes, alle Einzelheiten scharf einstellendes Beobachten bei enger Irisöffnung und sehr guter Beleuchtung führt aber zum Ziele. Man kann die Anastomosen resp. Faserplatten auf der Epidermisseite übrigens auch bei Querschnitten sehen, die sich in günstiger, schiefer Lage befinden.

Wenn die Fasern einer Zelle anastomosieren, so bilden die Anastomosen miteinander eine langgestreckte, im Umriss sehr unregelmässige, zuweilen löcherige Faserplatte[2]) oder auch nur eine lange, schmale Faserbrücke[3]). Von diesen Platten oder Brücken zweigen sich die Fasern nach allen Seiten radiär ab. Die Faserzahl schwankt etwas; ich zählte z. B. der Reihe nach Platten oder Brücken mit 12, 11, 11, 11, 15, 11, 10, 12, 14 Fasern. Nicht wenige Zellen haben zwei isolierte Platten oder Faserbrücken, deren Abstände voneinander 6, 7, 8 bis 9 μ messen bei Zell-Längen von etwa 70 μ; die einander zugekehrten Seiten der Platten oder Faserbrücken sind ohne Fasern. Es kommt oft vor, dass zwischen diesen isolierten Platten oder Brücken ein oder zwei Bögen von Ringfasern eingeschaltet sind[4]). So folgen sich in einer Zelle von 76 μ Länge und 49 μ Breite Faserplatte,

[1]) Wie in der schematischen Figur a auf der *Tafel.*
[2]) Siehe *Tafel,* b.
[3]) „ „ c, d, f, teilweise auch andere.
[4]) „ „ h, e, g.

Faserbögen und wieder Faserplatte in diesen Abständen: 3,7 μ, 9,8 μ, 2,5 μ. Alle diese Verhältnisse und Maße sind den *Epidermisseiten* der Faserzellen entnommen! Doch gilt von den *Innenwänden prinzipiell dasselbe.*[1])

Sehr zu bemerken ist ferner, dass es auf der ganzen Breite der Klappen *nirgends eine bezüglich Axenrichtung und Plattenbau der Zellen homogene Zone* giebt; glaubt man eine solche gefunden zu haben, so sieht man sie nur zu bald wieder durch Ausnahmen unterbrochen oder durch ganze Zellreihen anderer Bauart oder Richtung abgelöst.[2]) Ich machte von einer Tulpenantherе vier Präparate, indem ich die vier Klappen der ganzen Breite nach mit der Pincette vom Connectiv lostrennte und in Glycerin ausbreitete, damit keine Klappe und auch keine Zone einer solchen der Beobachtung entgehen könne. Die Untersuchung der Epidermisseiten der Faserzellen ergab genau das soeben beschriebene Resultat.

Das alles gilt von den *Aussenwänden* wie *Innenwänden* der Faserzellen der äussern Schicht. Für die Zellen, deren Fasern an beiden Polen der Zelle, d. h. an ihrer innern *und* äussern Wand anastomosieren, also Platten, Brücken oder Sternfiguren von irgendwelcher Gestalt bilden, wende ich den Namen *Doppelsternzellen* an, weil die Anastomosen der innern Wand sich auf der äussern Wand wiederholen. *Doppelgriffzellen* wäre für *geschlossene Fasersysteme,* die überhaupt nicht geöffnet werden können, eine offenbar *unrichtige Bezeichnung.*

Die inneren Faserzellschichten weichen insofern von der äussern, welche an die Epidermis grenzt, etwas ab, als sie besonders viele langgestreckte Zellen mit Ringfasern oder auch mit schraubenartigen Verdickungen[3]) besitzen. Stossen zwei Polmembranen[4]) aneinander, von denen nur die eine eine Faserplatte besitzt, so hat die andere, weil sie mit der verdickten Membran verwachsen ist, ohne Zweifel trotzdem keine grössere Kontraktionsfreiheit; es sind daher bei beiden Kohäsionseinfaltungen unmöglich.

[1]) Siehe *Tafel,* h, i, k. Siehe Erklärung der Tafel am *Schlusse.*

[2]) „ „ b, k, m, n.

[3]) „ „ l, m.

[4]) Denkt man sich von der Mitte der äusseren, epidermwärts gelegenen Zellwand zur Mitte der inneren, tapetenwärts gelegenen Wand eine Axe gelegt, so ist die Membran um jeden Endpunkt der Axe, also der *mittlere Teil der Aussen- und Innenwand,* die *Polmembran.*

Schon *Colling* (p. 48) legt der Krümmungsmechanik wegen Gewicht darauf — ich behandle diese in einem späteren Teile —, dass die kleinen Innenzellen nicht weniger Fasern besitzen als die grossen Aussenzellen. Ich fand diese Angabe durch Zählungen bestätigt, wenn nicht regelmässig Zelle für Zelle, so doch für grössere Strecken.

Die an das Nahtparenchym anstossenden Faserzellen enthalten hauptsächlich ringförmige und schraubenartige Fasern. Ganz in der Nähe des *Connectivs* sind die Faserzellen mit ihrer Längsaxe öfter parallel zur Längsaxe der Anthere orientiert. Die Faserzellen des Connectivs selbst sind meist kleiner und mehr isodiametrisch. Die Fasern verlaufen gleichfalls geschlossen und kreuzen sich an beiden Polen.

3. Ueber den innern Bau der Fasern. Polarisationsresultate.

Von den sichern Ergebnissen im *polarisierten Lichte* genügt es, hervorzuheben, dass die Fasern *doppelbrechend* sind und dass die *grosse, optische Elastizitätsaxe* (Richtung grösster Lichtgeschwindigkeit) mit *der Längsaxe der Fasern parallel* geht. Mehr als ein sehr hypothetisches Bild der molekularen Struktur kann man daraus aber nicht ableiten. Klar ist nur das, dass der Lichtstrahl in der Längsrichtung der Fasern, weil eine gleich grosse Strecke darin rascher durcheilend als in den darauf senkrechten Richtungen, weniger Hindernisse zu überwinden hat, als in den Querrichtungen. Vielleicht darf man daraus schliessen, dass die Anordnung der Moleküle parallel der Längsaxe gerader oder sonstwie regelmässiger ist als quer dazu. Die mikroskopisch eben erscheinende, beliebig weit reichende Längsspaltung der Fasern, die freilich ultramikroskopische Differenzen nicht ausschliesst, würde damit übereinstimmen. Falls das einen eigentlichen Lamellenbau beweist, so müsste man dann annehmen, dass die Lamellen selbst eine für den Lichtstrahl günstigere Längs- als Querstruktur besitzen, falls nicht ein molekular unregelmässiges Aneinandergefügtsein äusserst feiner Lamellen die betreffende Verzögerung des Lichtstrahles in der Querrichtung verursachen würde, so dass sich zwischen gekreuzten Nicols Substraktionsfarbe ergibt. *(Weinschenk,* p. 76.)

Für das absolute Quellungs- resp. Schrumpfungsvermögen lassen sich aus den Polarisationserscheinungen noch keine sicheren Schlüsse ziehen. Für das relative hat *Zimmermann* und nachher *Schwendener* (23, p. 16) eine Regel aufgestellt, deren Anwendung a priori aber zu Irrtümern führen kann, weil widersprechende Vorkommnisse konstatiert wurden. (Schwendener 23, p. 17—19.) Ueber das tatsächliche Verhalten der Fasern in Betreff der Quellung wird uns ein Kapitel des folgenden Teiles an Hand von Versuchen und von mathematischen Erwägungen neuen und sichern Aufschluss geben, sowie teilweise ein unten unter Punkt 5. A verzeichnetes Resultat.

4. Die Tapetenreste.

Diese schliessen sich an die innerste Faserzellschicht an und kleiden die ganze Innenwand der Klappen aus. Sie sind unbedeutend, was ihre Mächtigkeit anbetrifft, und haben jede anatomische Regelmässigkeit verloren, da sie zusammengepresst sind. Ihr Ansehen ist meistens das von einem schwachen Filzbeleg, welcher der Innenseite des Endotheciums anhaftet.

5. Chemische Beschaffenheit der Wände im Allgemeinen.

A. Wirkung conc. Schwefelsäure.

Setzt man zu Klappenquerschnitten conc. H_2SO_4, so sieht man ihren auflösenden Einfluss zuerst an der Epidermis. Durch Zerstörung der inneren Wände dieser letzteren befreit, krümmt sich nämlich die cutinisierte Aussenwand oft bis etwa zur Geradstreckung rückwärts. Die Tapetenreste lösen sich ebenfalls, wenn auch nicht stets überall, von den Faserzellschichten ab. Bei sehr langer Einwirkung der Schwefelsäure werden auch manche Faseranastomosen oder Faserplatten auf jenen Zellseiten aufgelöst, welche unmittelbar an die Epidermis oder an die Tapeten grenzen. Die Auflösung betrifft dabei eine grössere Anzahl der äussersten als der innersten, die Tapeten berührenden Wände. Diejenigen Wände dagegen, welche Grenzen zwischen zwei Faserzellschichten

bilden, widerstehen der Säure bedeutend stärker. Belässt man die Schnitte mehrere Tage lang in dem zuweilen erneuerten scharfen Reagens und zerrt man dann dieselben etwas auseinander, so sieht man die meisten Fasersysteme aller Schichten auseinander fallen, so dass man nur noch kleinere und grössere Bogenstücke vor sich hat nebst wenigen Resten dünner Membran. Die Faserbögen sind somit nicht in ihrem ganzen Verlaufe homogen, da einige Partien eines Bogens der Säure widerstehen, andere Partien des gleichen Bogens darin sich auflösen. Werden bei Doppelsternzellen die Anastomosen an der einen Zellwand aufgelöst, so spreizen sich die Fasern oft auseinander, manchmal überraschend weit; *die Innenseite der Fasern quillt also ohne Zweifel stärker als die äussere.* Die *Cuticula,* die *Bogenstücke* und *ein Rest des Tapetenbelages,* und zwar mehr der Teil, welcher der Klappenhöhle (früher der Pollenmasse) als jener, welcher den Faserzellen anliegt, lassen sich sogar durch *wochenlange Einwirkung conc. Schwefelsäure nicht auflösen.* Sie bestehen demnach nicht aus Cellulose.

B. Chemische Farbenreaktionen.

Legt man in richtigen Verhältnissen $H_2 SO_4$ und Jod in Jodkali zu einem Klappenquerschnitt, so zeigen sich folgende Differenzierungen. Die Cuticula wird sehr schön goldgelb; die Fältelungen sind hiebei vorzüglich gut zu sehen. Die ihr nächsten Partien werden rotviolett, die folgenden violett und die weiteren blau. Dieser Farbenübergang zeigt sich an den Seitenwänden der Epidermiszellen; die Aussenwand ist meistens vollständig goldgelb. Die Faserzellschichten werden öfters schwach grün, stellenweise bläulich, und zwar die Fasern noch mehr als die feinen, dünnen Membranen. In etwa 90 beobachteten Fällen sah ich jedoch die Fasern, sei es im Zellverbande oder isoliert davon, teils ohne Färbung, teils mit gelblichem Ton. Ganz tiefblau wird das Nahtparenchym und ein grosser Teil der Tapetenschicht. Der äussere Teil der Tapetenreste färbt sich bei langer Einwirkung braun bis braunschwarz, bei kurzer rotbraun, gelbbraun.

Ein Antherenschnitt, den man mit Salzsäure und Phloroglucin behandelt, wird schon für das blosse Auge weinrot. Das Mikroskop zeigt aber, dass nur die Fasern und ihre Anastomosen

und manche dünnen Membranen rot reagieren: die übrigen Teile des Klappenschnittes bleiben ungefärbt. Auch isolierte, frei umherliegende Stücke dünner Membranen können Rotfärbung annehmen.

Diese Reaktionen führen zu folgenden *Schlüssen.*

Das Nahtparenchym und ein grosser Teil der Epidermis und der Tapetenreste zeigen *Cellulosereaktion.* Die Aussenwand der Epidermis scheint *vollständig cutinisiert* zu sein, was aber immerhin graduelle Unterschiede zwischen der inneren und äusseren Seite nicht ausschliesst. Die dünnen Membranen der Faserzellen sind oft leicht *verholzt.* Die *Fasersysteme* bestehen zum grössten Teile aus verholzten Bogenstücken, doch ist die Verholzung nicht in allen diesen Stücken gleich weit fortgeschritten. Die *Verbindungsstücke dieser Bogenteile* der Fasern, auch mancher Ringfasern, sowie jene Teile mancher Faserplatten und Anastomosen, welche sich in conc. H_2SO_4 mehr oder weniger schnell auflösen, werden dagegen nur *schwach verholzt* sein. Der besprochenen Quellungserscheinung zufolge muss auch ein physikalischer oder chemischer Unterschied zwischen Innen- und Aussenseite der Fasern bestehen. Die zuweilen auftretende *grünliche Färbung* der Faserzellen kann dagegen daher rühren, dass kleinste Bestandteile in ihnen teils gelblich, teils bläulich reagieren, oder dass die gelblich reagierenden Fasern und Membranen von feinster bläulicher Lösung oder Mischung aus den benachbarten tiefblauen Celluloseschichten überlagert werden, welche infolge der einwirkenden Schwefelsäure quellen und vielleicht viele Molekülgruppen an die umlagernde Flüssigkeit abgeben.

Der in conc. H_2SO_4 *widerstandsfähige Teil der Tapetenreste* besteht jedenfalls nicht aus Cellulose.

Dritter, physiologisch-physikalischer Teil.

Sekundäres Oeffnen der Tulipa-Anthere.

Einleitung. Bemerkungen zur Terminologie.

In der bisherigen Literatur über einschlägige Arbeiten begegnen wir den Titeln: *déhiscence* des anthères (Chatin, Leclerc du Sablon), *Aufspringen* der Pollensäcke (Schinz), *Oeffnungsmechanik* (Schrodt, Steinbrinck), *Oeffnungsmechanismus* (Schwendener). Die betreffenden Autoren veröffentlichten ihre Resultate in der Ueberzeugung, wirklich das *Aufspringen* und die *gesamte Mechanik des Oeffnens der Antheren* erklärt zu haben. Als *Schrodt* vor sieben Jahren die Sachlage erkannte und ausdrücklich eine eigene Theorie für die Vorgänge „bei dem *erstmaligen* Oeffnen der Staubbeutel" (22, p. 487) aufstellte, trat ihm *Steinbrinck* (40, p. 552) sogar noch im gleichen Jahre entgegen mit der Antwort, eine „*unhaltbare Grenze* zwischen frischen und älteren Antheren" gezogen und ganz unnötige Erfordernisse für das „Zustandekommen des *normalen Aufspringens ihrer Fächer*" aufgestellt zu haben. Tatsächlich wurden aber fast alle Versuche dieser Autoren an bereits aufgesprungenen und nachher wieder mit Wasser gefüllten Antheren gemacht. Eine methodische Beobachtung des wirklichen Aufspringens oder Aufreissens reifer Staubbeutel hat bisher überhaupt noch niemand unternommen; sogar *Schrodt,* der diesem Postulate nahe kam und nicht aufgesprungene Antheren untersuchte, hat jeweilen vor Beobachtung der Klappenbewegung „die Staubbeutel an der Naht *mit einem feinen Messer aufgeschnitten*" (22, p. 486) und glaubte, bereits hiebei Tatsachen entdeckt zu haben, welche sich bei toten Antheren und ihren Bewegungen nicht finden können. Diese Um-

stände veranlassen mich, einige der obigen Titel als ganz unzulässig zu erklären. Schon der Sicherheit der Resultate halber, aber auch wegen der wirklichen Verschiedenheit derselben, wie meine vielen Versuche mich selbst überzeugten, ist es *unbedingt notwendig, die Ursachen des Aufreissens und der Zurückkrümmung der Klappen,* wenigstens bei *Tulipa, streng auseinander zu halten.*

Der Klarheit und der notwendig verschiedenen Untersuchungsmethoden wegen *behandle ich gesondert voneinander:*

Die Feststellung der Ursachen 1. *des Oeffnens der Antherennaht;* 2. *der erstmaligen Zurückkrümmung der Antherenklappen in der Natur;* 3. *der beliebig wiederholten Zurückkrümmung der Klappen nach Wiedererfüllung der Antheren mit Wasser.*

Man kann nun sowohl das Aufspringen (Nahtöffnen), wie das erstmalige und wiederholte Zurückkrümmen der Klappen „Oeffnen" nennen (ähnliche Unterscheidung für das Aneimia-Sporangium bei *Ursprung,* 49, p. 75). Man nennt es oft „eine Türe öffnen", wenn jemand die Falle aus dem Schlosse hebt, und man nennt es ebenfalls „eine Türe öffnen", wenn jemand den Türflügel aufsperrt. Um jedem Missverständnisse vorzubeugen, verwende ich aber das Wort „*Oeffnen*" bei den Antheren *nur* für das *Zurückkrümmen der Klappen* und unterscheide ein *erstmaliges oder primäres* und ein nach Wasserzusätzen *wiederholtes oder sekundäres Zurückkrümmen* der Klappen. Das *Auflösen der Naht* dagegen bezeichne ich mit *Aufreissen der Anthere.* Mit dieser Erklärung ist die Ueberschrift dieses Teiles unzweideutig bestimmt.

Ich behandle in dieser Arbeit das sekundäre Oeffnen[1]), weil seine Untersuchung methodisch am besten vorausgeht und weil die Versuche und Resultate der Forscher mit wenigen Ausnahmen tatsächlich sich auf *dieses* beziehen. Die gestellte Aufgabe lautete dahin, ob *Leclerc du Sablon* mit *Brodtmann* und *Schwendener* oder ob *Steinbrinck* mit *Kamerling* recht habe. Es liess sich zwar nach den vielen Untersuchungen in den letzten Jahren und Dezennien kaum noch etwas Neues erwarten und die schwache Hoffnung musste naturgemäss noch mehr schwinden, als bald nach Beginn meiner Untersuchung eine neue, reichhaltige Arbeit

[1]) Die Resultate der Studien über das Aufreissen und über das primäre Oeffnen der Antheren werde ich gelegentlich später veröffentlichen.

von *Colling* als Dissertation aus dem bot. Institut der Universität *Berlin* erschien, welche sich der Hauptsache nach auf *Schwendeners* Seite stellte. Nun hat uns aber bereits die *Anatomie* gezeigt, dass betreffs der so oft und eingehend beschriebenen *Tulpenanthere* wichtige Tatsachen und Verhältnisse *übersehen* wurden. Es darf deshalb nicht zu sehr überraschen, wenn auch in *physikalisch-physiologischer* Beziehung wesentliche und unwesentliche Dinge unbeachtet geblieben waren.

1. Passivität oder Aktivität der Epidermis.

Colling (p. 31) schreibt: „Die Untersuchungen von *Schinz, Schrodt* u. a. haben ergeben, dass die *Epidermis* sich bei der Oeffnungsbewegung der Antheren *durchaus passiv* verhält." *Colling* bestätigt dieses Urteil; *Leclerc du Sablon, Steinbrinck* und *Brodtmann* ebenfalls. *Steinbrinck* (26, p. 286) lässt immerhin dem Zweifel an ihrer aktiven Mitwirkung etwas Raum und *Colling* (p. 31) bewies diese als „Ausnahme" für *Euphrasia serotina. Brodtmann* (p. 40) hat speziell bei *Tulipa G.* einen abgerissenen, faserzellfreien „Epidermisstreifen beobachtet. Derselbe führte keinerlei Bewegungen aus. Wir müssen infolgedessen annehmen, dass die Epidermis tatsächlich keine mechanische Funktion besitzt." *Leclerc du Sablon* (p. 129) sagt: „. . . l'épiderme reste absolument passif et suit simplement les mouvements des couches sous-jacentes."

Ich erhielt gegenteilige Ergebnisse.

a) Beim Zerreissen eines Antherenflügels blieb ein Streifen freier Epidermis an einem Stück zurück. Dieser Epidermisstreifen rollte sich sofort, noch ganz nass, zu einer Rinne oder $^2/_3$-Röhre zusammen, d. h. die Längsränder der unvollständigen Röhre standen um $^1/_3$ des Röhrendurchmessers voneinander ab. Zugleich wand er sich im Betrage von etwa 180° schraubenförmig um die Längsaxe, so dass sich eine gewundene Röhre ergab. Die *Einrollung* wurde beim Vertrocknen noch stärker.

b) Reiner Epidermisstreifen von einer anderen (Tulipa-) Anthere, 3 mm lang. Er rollte sich unmittelbar nach dem Lostrennen von der Faserschicht zu einer Halbröhre zusammen. Beim

Vertrocknen wurde diese Einrollung noch intensiver und es traten dabei an zwei Stellen Verkrümmungen gegen die Längsaxe ein, der Winkel an der einen betrug zirka 50°, an der anderen Stelle zirka 85°; ebenso ergab sich eine geringe, schraubenartige Windung. Die Rollung geschah wieder nach innen, so dass die Aussenseite der Halbröhre und die Aussenseite der Klappe identisch waren. Nach Zusetzen von Wasser streckte sich der Streifen rasch wieder gerade, dagegen wurde die Halbröhrenform nur um einen kleinen Betrag rückgängig gemacht. Beim folgenden Vertrocknen stellte sich wieder Verkrümmung an einer Stelle um 70°, Windung um einige Grade und bedeutend stärkere Einrollung ein. An der vorher um 50° verkrümmten Partie wurde der Streifen diesmal festgehalten.

c) Von anderer Anthere Epidermisstreifen, 3,7 mm lang ganz ohne Faserzellen, eine Fortsetzung davon teilweise mit Faserzellen. Rasch nach dem Abziehen in den Wassertropfen gebracht, rollte sich der reine Epidermisstreif so stark einwärts zusammen, dass sich die Ränder an manchen Stellen berührten, während der Teil mit den Faserzellen fast flach blieb, eine kleinere faserzellfreie Partie daneben aber ebenfalls stark eingerollt war. Beim Vertrocknen ergaben sich am reinen Streifen — den mit Faserzellen besetzten hatte ich vorher weggeschnitten — mehrere unregelmässige Verkrümmungen nebst Schraubenwindung in kleinem Betrage.

d) Ein anderer, ganz reiner Epidermisstreifen von 3,6 mm Länge rollte sich so stark zusammen, dass die Längsränder schliesslich übereinander lagen. Beim Vertrocknen wand sich diese Röhre mehrmals schraubenförmig, verbog sich an einer Stelle zu einem Winkel von zirka 70° und verkrümmte sich ausserdem noch regellos. Bei Wasserzusatz trat wieder vollkommene Geradstreckung ein, die Schraubenwindungen wurden bis auf eine, die noch 180° — also die Hälfte einer ganzen — ausmachte, rückgängig und die sehr intensive Einrollung um einige Grade aufgelöst. Ich wiederholte die Versuche mit diesem Stück noch viermal, wobei das Vertrocknen stets Verkrümmungen, Windungen (nur einmal blieben diese letzteren fast ganz aus) und stärkere Einrollung zur Folge hatte.

e) Die *gleichen* Bewegungen zeigten sich bei Epidermisstreifen, die von *reifen, lebenden,* stark turgeszenten Antheren abgelöst wurden.

f) *Viele andere Versuche* stimmten mit diesen Beispielen im Resultat vollkommen überein, obwohl zu kleine Stücke versagen können. Weil alle Teile von Tulpenantheren gerne am Objektträger festkleben, so muss man das Objekt bei Versuchen ausser Wasser mit einer Nadel freihalten oder einen Teil desselben über den Rand des Objektträgers hinausschieben oder einen frei in die Höhe ragenden Teil beobachten und man hat dabei Verbiegung durch Schwerewirkung von selbständiger Verbiegung zu unterscheiden. Die hier notierten Verbiegungen gingen aufwärts, waren sonach selbständige.

Ergebnis: Die Epidermis, an der nassen Klappe einwärts gekrümmt, verstärkt diese Krümmung nach Loslösung von der Klappe und zwar schon in nassem Zustande, noch mehr aber und unter Zutritt noch anders gerichteter Verkrümmungen beim Vertrocknen. *Die Epidermis bleibt also bei der Zurückkrümmung der Klappen nicht rein passiv, noch weniger befördert sie die Zurückkrümmung der Klappen, sondern leistet gegen diese aktiven Widerstand, den die Faserzellschichten überwinden müssen.*

2. Verhalten der Tapetenreste.

Diese wurden von den Autoren gewöhnlich vollständig übergangen. *Schrodt* (p. 483) fand, es sei ihre mögliche Wirksamkeit *„bisher noch nicht Gegenstand der Untersuchung gewesen,* da die Forschung genug mit der Frage zu tun hatte, wie denn nun eigentlich die Faserzellen wirken". Auch er liess diese Untersuchung beiseite. Sie ist indes nicht schwierig. Man kann das Verhalten der Tapetenreste am besten beobachten, wenn solche infolge Zerreissens des Querschnittes an einem Klappenstücke eine Strecke weit isoliert sind und von ihm abstehen. Bei einem solchen Verfahren ist man sicher, dass man wirkliches Tapetengewebe vor sich hat. An dieser Stelle muss ich nun bemerken, dass die Antherenstücke beim Verdunsten ihres Füllwassers Wasser aus der Umgebung auf dem Objektträger aufsaugen, so dass eine

Strömung in diesem Wasser auf dem Glase entsteht, wie ich sehr oft wahrgenommen habe unter dem Mikroskop. Die isolierten Tapetenreste sind nun so ungemein widerstandslos, dass sie in sehr vielen Fällen ohne jede Schwierigkeit (ohne vorausgehende Erschütterungen etc.) von dieser Strömung umgebogen werden. Ferner sah ich dieses Gewebe beim Vertrocknen an Länge und Breite in geringem Grade einschrumpfen und an der Spitze sich ganz wenig verkrümmen, aber regellos. Diese Tatsachen in Verbindung mit der sehr geringen Mächtigkeit der filzigen Reste geben die Gewissheit, dass *ihr Vorhandensein für die Bewegung der Klappen ohne Bedeutung* ist. Grosse und kleine Klappenstücke, welche der Tapete beraubt sind, unterscheiden sich in der Bewegung nicht von jenen, welche die Tapete besitzen.

3. Die Bewegung der Faserzellschichten.

A. Die Zuckungen.

Es gibt vielleicht in der ganzen Antherenmechanik keinen Punkt, in welchem die Autoren so ausnahmslos einig sind, wie in der Behauptung des vollständigen Fehlens jenes Zurückschnellens der Klappen und Zellen, das bei der Kohäsionsauslösung bei Farn- und Equisetensporangien konstatiert wurde. Die eine Reihe derselben benützte das als starken Beweis gegen jedes Vorhandensein einer Kohäsionswirkung. *Schwendener* (24, p. 2) sagt, dass „die Oeffnungsbewegung einer Antherenklappe" erst nach Verschwinden aller Flüssigkeit aus den Lumina beginne und dann in wenigen Minuten verlaufe „und zwar ganz allmählich, *ohne jeden Ruck.* Von irgend einer Kohäsionswirkung kann hier also gar nicht die Rede sein. Das Präparat bleibt *vollkommen unbeweglich,* bis die Faserzellen entleert sind." — *Brodtmann* (p. 41) schreibt von diesem fraglichen Schnellen: „Dies ist aber *noch niemals* beobachtet worden." Und neuestens führte *Colling* (p. 21) aus: „Die Antherenklappen, die nach *Steinbrinck* ebenfalls als Kohäsionsmechanismen aufzufassen wären, zeigen, wie dieser Autor selbst zugesteht, *keine* derartigen Schnellbewegungen. *Schwendener,* dessen Untersuchungen das durchaus bestätigen, hat mit Nachdruck auf diesen *dunklen Punkt der*

Steinbrinck'schen Theorie hingewiesen. *Steinbrinck* hat nun zur Erklärung zweierlei angeführt: 1. die gegenseitige Adhäsion der gefalteten Membranen, 2. die Starrheit der ausgetrockneten Wände." *Colling* (p. 21) suchte diese zwei Gründe *Steinbrinck's,* der durch sie die Kohäsionstheorie retten wollte, zu widerlegen, aber *Steinbrinck* wich in seiner neuesten, zusammenfassenden Arbeit „Ueber Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen„ (Biologisches Zentralblatt, September 1906) der Besprechung dieser Widerlegung vollkommen aus und beharrt bei seiner bisherigen Kohäsionstheorie für die Antheren, speziell auch in der Ueberzeugung, dass bei den Antheren *das Schnellen fehlt* (44, p. 674).

Die wirklichen Tatsachen bei *Tulipa,* auf welche sich, wie wir schon gesehen, die genannten Autoren ausdrücklich berufen, sprechen aber anders. *Es gibt nämlich bei Tulipa ein Zucken, oft ein wiederholtes;* es ist freilich nicht stark und daran sind die anatomischen Verhältnisse des Zellgewebes schuld, wie wir zeigen werden.

Ich wurde zum erstenmale auf das Zucken aufmerksam, als ich das Wasserverdunsten in wenigen Zellen unter dem schärfsten Trockenobjektive von *Zeiss* (F) beobachtete. Bei dem äusserst kleinen Objektabstand ist das Arbeiten mit Objektiv F mühsam, aber es führte infolge überraschenden Auffallens der etwa tausendfach vergrösserten Zuckung zum Ziele. Einmal das Auge gewöhnt, ist es nicht mehr schwer, die Zuckungen einzelner Zellen unter mittelstarken und bei grossen Schnitten sogar unter schwachen Vergrösserungen festzustellen. Die Zuckungen bei den Antheren bewirken kein Springen wie beim Farnannulus, aber auch die Equisetensporangien springen nicht trotz sehr lebhaften Zuckens vieler Zellen; die Erklärung ergibt sich aus dem Bau der Klappen, resp. der Sporangien. Man hat von diesem *Schnellen bei Kohäsionsauslösung* jene *ruckweisen Bewegungen (Schwendener,* 24, p. 2) zu unterscheiden, welche bei hygroskopischer Kontraktion *angeklebter Objekte* zustande kommen, wenn das Objekt sich stellenweise vom Boden *losreisst. Man kann indes diese beiden Bewegungen leicht prinzipiell auseinanderhalten.* Letztere bewirkt nämlich ihrer Natur nach Verkürzung[1]), das

[1]) *Scheinbare* Verlängerung ergibt sich, wenn ein bogenförmig gekrümmter Schnitt an einem angeklebten Ende losreisst und sich gerade streckt.

Kohäsionsschnellen dagegen — wenn man diesen kurzen Ausdruck gestattet — Verlängerung; die eine ist zentripetal, die andere zentrifugal, auseinanderweichend; die eine kommt vor *nach* Beginn des *Austrocknens* der Zellwände, die andere bei noch eben wassererfüllten Zellumina. Bei genügender Vergrösserung, welche nicht nur die Bewegung, sondern auch die Art der Bewegung erkennen lässt, ist die Unterscheidung also gegeben — bei isolierten Zellen kann man überhaupt nicht irren. Dickere Schnitte, bei denen die Beobachtung des Wassergehaltes trügerisch oder unmöglich ist, kann man gegen das Ankleben schützen, indem man sie an der Nadel oder teils auf einem Deckglassplitterchen befestigt, oder mit einem Ende an einem Tröpfchen Canadabalsam haftend und mit dem andern frei in die Luft ragend, oder nur mit einem Ende auf dem Rande des Objektträgers ruhend, beobachtet, womit jeder Irrtum betreffs der Zuckungen ausschliesslich am freien Stück ausgeschaltet ist.

a) Tulipa Gesn., Stück 525 μ lang; während die Zellen noch mit Wasser gefüllt waren, trat auffallende Verkürzung ein; mit dem Auftreten der Blasen *schnellten* die Zellen wieder auseinander und sobald überall das Wasser aus den Lumina verschwunden war, begann eine neue Verkürzung, die definitiv blieb. Während die erste Verkürzung sehr rasch vor sich ging, dauerte der Verlauf der zweiten, viel erfolgreicheren, 5,5 Sekunden.

b) Zwei Faserzellen, 75 μ breit, kontrahierten sich während die Lumina noch voll Wasser waren, jedoch nicht sehr stark. Beim Eintreten der Blasen *zuckten sie auf, sich wieder vergrössernd,* um einen Augenblick darauf sich aufs neue und definitiv zu verkleinern.

c) Eine Faserzelle, 80 μ lang, verkürzte sich bei wassergefülltem Lumen; das Auftreten der Blase war mit *Zucken* verbunden.

d) An einem Klappenstück war eine Faserzelle auf drei Seiten ganz freigelegt. Beim Schwinden des Wassers zog sich diese Zelle stark zusammen, *schnellte* beim Blasenauftreten zur früheren Ausdehnung auseinander und verkleinerte sich einige Augenblicke nachher nochmals und definitiv.

e) Eine Faserzelle, 85 μ lang, zog sich beim Schwinden des Wassers ziemlich stark zusammen und *schnellte* nachher

schussartig auseinander. Die erste Verkürzung betrug 12 μ, die zweite, erst nach dem Schnellen eintretende, 18 μ.

f) Bei einer nicht gemessenen, ziemlich langgestreckten Faserzelle wurden während der Wasserhaltigkeit des Lumens die dünnen Wände tief eingezogen, auf den beiden schmalen Seiten wurden ebenso die *Fasern gegen das Lumen eingebogen.* Diese gewaltsame Deformation wurde wieder *rückgängig* nach Aufhören des Wasserzuges. — Das *Gegenstück* bildete eine Zelle mit Ringfasern, 79 μ lang. Sie verkleinerte sich konstant noch während der Wasserhaltigkeit des Lumens; *nach* dem ruhigen Verschwinden des Wassers und Auftreten der Schwärzung der Zellwände ballte sie sich zu einem dunklen, unkenntlichen Klümpchen zusammen, das aber immerhin noch 36 μ Durchmesser hatte.

g) Bei einem 500 μ langen, freien Stück eines Querschnittes kam etwa *viermaliges Auseinanderschnellen* vor, je um den Betrag von ungefähr 5 μ.

So sah ich sehr viele Zuckungen, sei es an *isolierten Zellen,* sei es an einzelnen *Zellen im Gewebeverband,* sei es an grossen, freien Stücken der *Querschnitte* bei den über 200 Beobachtungen, die ich der Sicherheit der Resultate und der Messungen halber meistens unter Benützung des Mikrometeroculars und oft mit den schärfsten Trockenobjektiven machte. *Diese Zuckungen, diese blitzschnellen Verlängerungen,* sah ich unterschiedslos bei jeder in Arbeit genommenen *Tulpenart,* ebenso bei den nur nebenher beobachteten *Convallaria majalis* und *Salvia pratensis.* Ich machte die Versuche an (vor der Wiederbefeuchtung) lufttrockenem Material, an Alkoholmaterial (verdünnnter (!) Alkohol) und an frisch gepflücktem Material mit wesentlich gleichen Ergebnissen. Man trifft zwar auch manche Schnitte, deren Bewegungen so ruhig vor sich gehen, dass unter schwächeren Vergrösserungen kein Zucken bemerkbar ist, was aber nicht beweist, dass es in diesen Schnitten wirklich ganz fehlt.

Wir kommen nun zur *Erklärung der Gründe der Geringfügigkeit dieser Zuckungen,* also auch der Geringfügigkeit der vorausgehenden Kontraktionen. *Colling* (p. 22, 23), der den Antheren im allgemeinen das Zucken ganz abspricht, auch der *Polygala grandis* und *Salvia officinalis* trotz ihrer Kohäsionskontraktion (p. 15, 23), bezeichnete es als Ausnahme bei den

zwei Arten *Tacca macrantha* und *Sagittaria natans,* doch war es, wenn auch „deutlich", immerhin nicht stark. Damit stellten sich neue Rätsel ein, für die keine Lösung gefunden wurde. Er schreibt diesen Arten darum nur „*mutmassliche* Kohäsionsmechanismen" zu. Die Lösung muss indes unbedingt in den anatomischen Verhältnissen liegen. Suchen wir sie auf! Ich behandle zwar *speziell* nur *Tulipa,* die Schlüsse dagegen, die sich aus der eingehenden Betrachtung des Kohäsionswirkens bei *prinzipiell nicht verschiedenem Gewebebau* ergeben, haben aber *allgemeine Bedeutung.*

Fig. 3.

Farnannulus, schematisch.

Ich beginne mit dem Farnannulus. Die *Annuluszellen des Farnsporangiums* (Fig. 3) folgen sich bekanntlich in einer nach oben und seitwärts einschichtigen Reihe hintereinander. Boden und Trennungswände derselben sind fest, die Aussenwände dagegen leicht biegsam in ihrer ganzen Ausdehnung und in keiner Weise in der Verbiegung beeinträchtigt. Beim Verdunsten des Füllwassers kann deshalb der Zug des schwindenden und den Wänden adhärierenden Wassers die Decke ungehindert einwärts ziehen und das geschieht tatsächlich so vollständig, bis die oberen Ränder der Trennungswände sich berühren und die Zellform beträchtlich geändert ist. Die Kohäsionswirkung tritt bei allen oder fast allen Zellen, und zwar im allgemeinen zu gleicher Zeit ein, weshalb sich die Verkürzungen der Decke der einzelnen Zellen im ganzen Ring *summieren* und der normale Ring gewaltsam zuerst gerade gestreckt und schliesslich zurückgekrümmt wird. Die Auslösung des Kohäsionszuges durch Reissen des Wassers folgt darauf oft in mehreren Zellen miteinander oder blitzschnell aufeinander, wozu neben der ungefähr gleichen Zellgrösse wohl auch der erste erfolgende Stoss durch Erschütterung beiträgt. Das bewirkt infolge der federartig elastischen Zellböden ein plötzliches, heftiges Geradstellen oder Umkrümmen des Ringes um den ganzen, grossen Betrag der Geradstreckung der entspannten Deckmembranen. Es ergibt sich deshalb nicht etwa bloss ein leicht bemerkbares Zucken, sondern ein sehr starkes Schnellen des Ringes, der wieder in die Normalstellung zurückkehrt und nachher dann eine ruhige und definitive *Schrumpfungskontraktion* erleidet, die indes an Grösse weit hinter der soeben beschriebenen *Kohäsionskontraktion* zurückbleibt.

In einem solchen Ringe haben wir also einen *typischen Kohäsionsmechanismus* vor uns. *Als Bedingungen eines solchen bezeichne ich:* 1. Ausgiebige Kohäsionskontraktion der einzelnen Zellen wenigstens in einer und zwar für alle gleichen Richtung; 2. Zusammenwirken der gleichgesinnten Kontraktionen wenigstens der meisten Zellen; 3. Fehlen eines die Gesamtwirkung lähmenden Widerstandes. Diese Bedingungen können sich bei verschiedenen Formen finden, wenn auch nicht mit ganz gleich grossem Erfolge. Der Bau der Antheren von *Tulipa* und vielleicht der meisten anderen Antheren entspricht aber diesen Bedingungen keineswegs, sondern arbeitet ihnen, jedenfalls bei *Tulipa*, in ausgesprochener Weise entgegen. Vergegenwärtigen wir uns wieder den Bau der *Tulpenanthere:*

Diese besitzt in der Faserschicht nicht bloss *eine* Reihe, sondern eine ganze *Fläche* voll von Faserzellen und zwar sind diese 1. ungleich gross, so dass sie verschieden rasch vom Wasser entleert werden; 2. sind ihre Längsaxen öfter einander widersprechend orientiert; 3. treffen die Fasern der je miteinander verwachsenen Seitenwände oft nicht zusammen, so dass die einziehbaren Membranflächen sehr klein werden[1]); 4. haben auch die Aussenwände infolge der Faseranastomosen nur sehr beschränkte, konkraktile Membranflächen; 5. ist eine Epidermis vorhanden, welche der Zurückkrümmung entgegenwirkt. Die *Folgen einer derartigen Konstruktion* sind betreffs der Kohäsionswirkungen sehr kompliziert. a) Die (kohäsive) Einziehung der Aussenwände der Faserzellen — ich setze des günstigeren Falles wegen faserfreie Aussenmembran voraus und nur *eine* Faserzellschicht — findet Widerstand am gegenteiligen Kohäsionszug des Füllwassers in den Epidermiszellen. b) Die Einfaltung der dünnen Seitenmembranflächen, die nicht ausnahmsweise an Interzellularräume grenzen, findet stets Widerstand, weil der Wasserzug in der einen Zelle dem Zug in der Nachbarzelle entgegengesetzt ist. c) In diesem gegenseitigen Ringen wird ohne Zweifel viele Kohäsionsenergie an die Ueberwindung der Widerstände verwendet und statt der Klappenkrümmung ergibt sich zuerst nur eine sehr

[1]) Es können natürlich auch grosse Membranflächen nicht zugleich dem Kohäsionszug auf die zwei entgegengesetzten Seiten folgen, sondern nur auf eine, was bei ungleich grossen Nachbarzellen, die ungleich lang wasserhaltig sind, von Bedeutung ist.

starke Zugspannung der Wassermengen in den Lumina. d) Wegen der ungleichen Grösse der Zellen muss das Wasser in verschiedenen Lumina zu verschiedener Zeit reissen, wonach dem Einfalten der Membranen in die Nachbarzellen nichts mehr im Wege steht (das Uebersehen dieses Umstandes führte *Brodtmann* und *Colling* (p. 18) zu dem unrichtigen Schluss, dass „die Radialwände nicht Angriffspunkte eines Kohäsionsmechanismus sein können, da ja jede Zellwand zwei Zellen angehöre"). e) Diese Nachbarzellen, welche auf solche Weise dem Kohäsionszuge unterliegen, finden aber gegen das Zurückkrümmen der *ganzen Klappe* durch den Kohäsionszug immer noch Widerstand an der Epidermis, die aktiv entgegenwirkt, sowie an anderen Zellgruppen in der Fläche, die entweder noch stärker wassergefüllt sind und mehr oder weniger gepresst werden müssten, oder deren Fasern sich bei leeren Lumina gegen die von der Ferne wirkende, also schon intermediär durch Zwischenzellen geschwächte Krümmungskraft stemmen. f) Sind schliesslich einige noch ziemlich stark wasserhaltige Zellen von nur entleerten Zellen umgeben und demnach manche Zellwände in durchfallendem Lichte optisch geschwärzt, so ist auch jetzt ein grosser Erfolg ausgeschlossen, weil die nun noch vorhandene Energie die passiven Widerstände der leeren Faserzellen und den aktiven Widerstand der Epidermis überwinden muss, um die Klappe rückwärts zu krümmen.

Die Wirkungen der Kohäsionskontraktion sind demgemäss in der Klappe infolge der Widerstände und der daraus sich ergebenden Zersplitterung der Kräfte nirgends gross und die schwachen Kontraktionen können sich nur in seltenen Fällen summieren. Bei Mehrschichtigkeit der Faserzellen ist wegen ungleich starker Wasserverdunstuug in den verschiedenen Schichten, die natürlich nur successiv vor sich geht, eine Summierung der Kontraktionen ebenfalls ausgeschlossen, was in diesem Falle einer Vermehrung der Widerstände gleichkommt.

Für *feine Schnitte* liegen die Verhältnisse günstiger. Sie enthalten nur eine oder wenige Zellreihen; bezüglich dieses Punktes ergibt sich also eine Aehnlichkeit mit dem Farnsporangiumring. Aber es bleibt bei ihnen der Widerstand der Epidermis, die Verschiedenheit der einzelnen Zellgrössen, die Verteilung des Kohäsionszuges auf viele schmale Membranflächen in jeder Zelle, und in jedem Falle eine Hemmung der Kontraktion

der Aussenwände durch die Epidermiswände und in gewissen Fällen auch durch die von allen Seiten eintretenden Fasern, die sich weder leicht noch tief einbiegen lassen (wobei wir von den Anastomosen absehen). Die Ueberwindung der Widerstände beansprucht somit auch in feinen Querschnitten einen ansehnlichen Aufwand von Energie, wobei in manchen Zellen das gedehnte Wasser vorzeitig reissen kann zufolge der ungleichen Zellgrössen und das Zusammenwirken der Kontraktionen variabel wird.

Ist aber nach Entleerung einiger Zellen mehr Möglichkeit geschaffen für die Kohäsionskontraktion anderer Zellen in der Klappe oder im Schnitt, so beginnt die Einfaltung der auf einer Seite freien Membranen, ohne dass die ganze Klappe oder der Schnitt selbst eine Krümmung oder Bewegung kundgibt. Reisst in diesen Zellen das Wasser, so haben *wir deshalb lokales Auseinanderschnellen* der Zellwände ohne Erschütterung des ganzen Stückes. Dieses *lokale Zucken* kann an verschiedenen Stellen in verschiedenen Intervallen eintreten. Bei einem günstigen Schnitte kann das Zusammenwirken der Kohäsionskontraktion einzelner Zellen tatsächlich aber auch merkbare Verkürzung oder Krümmung des Schnittes bewirken, bei deren Auslösung der Schnitt selbst entsprechend aufzuckt, ausser der Stoss werde durch leere, seitliche Zellen, die bereits hygroskopischer Schrumpfung unterliegen, aufgehalten.[1]) Da eine *isolierte Zelle* vom Widerstande der Epidermis und seitlicher Zellen befreit ist, so ist folgerichtig ihre Kontraktion und ihr Schnellen verhältnismässig bedeutender als bei Zellen im Gewebeverband. Die Verschiedenheit der Fasersysteme, welche die Aussenwand in ungleicher Weise aussteifen, begründen natürlich graduelle Verschiedenheiten in der Kontraktion und im Zucken, wofern letzteres nicht ohne weiteres wegfällt (Ringfasern, U-Fasern).

[1]) In diesem Falle kann eine *langsame* Rückbewegung erfolgen, wiewohl kaum zur vollen Normalstellung; etwaige Kohäsionsfalten müssen deshalb gleichwohl nicht bleiben, weil die gefalteten Membranen durch die nachfolgende Austrocknung verkürzt und gestreckt werden.

B. Grösse und Bedeutung der Kohäsionskontraktion.

Nach dem Abschnitt über die Zuckungen haben wir nicht mehr zu beweisen, dass Kohähionskontraktion in den Antheren vorkommt. Aus der Betrachtung der Einzelheiten des Klappenbaues und der Verhältnisse in einem Schnitt, hat sich die Unmöglichkeit weittragender Krümmung durch Zug des Füllwassers ergeben und die tatsächlichen Beobachtungen an den Zuckungen haben die Richtigkeit dieser Schlüsse bewiesen. Wir wollen nun aber die Dauer und den Verlauf dieser Kontraktion selbst auch ins Auge fassen, um die Beweise für obige Folgerungen betreffs *Tulipa* zu verstärken und um einen etwaigen Zweck der Kohäsionskontraktion feststellen zu können.

Da mit Ausnahme zweier Fälle bei *Colling* niemals das Kohäsionsschnellen beobachtet wurde, so bestand für *Schwendener* und seine Richtung die *Hauptfrage* darin, ob die Bewegung vor oder nach der Schwärzung der Schnitte erfolge *(Colling,* p. 14). Nach *Colling* (p. 15) „begann bei 4 Arten die Bewegung *vor* der Schwärzung, bei dem Rest, über 100 (!) Arten, dagegen *nach* der Schwärzung." Unter diesen 100 Arten nennt *Colling* (p. 16) an erster Stelle *Tulipa Gesneriana.* Diese wurde ebenso von *Brodtmann* und von *Schwendener,* welche überhaupt keine Ausnahme fanden, den rein hygroskopischen Mechanismen zugezählt. So sagt *Schwendener* (24, p. 2): „Die Oeffnungsbewegung einer Antherenklappe beginnt erst, wenn alle Flüssigkeit aus dem Lumen der Faserzellen verschwunden und die Klappe infolge dessen bei durchfallendem Licht *schwarz* geworden ist. Das Präparat bleibt *vollkommen unbeweglich,* bis die Faserzellen entleert sind." *Steinbrinck* (30, p. 100), obwohl seit *Kamerlings* Kohäsionsversuchen unermüdlicher Gegner der Hygroskopie, kam an ganzen Schnitten zu keinem andern Resultat und bemerkt zur Verteidigung seiner Theorie: „Diese oftmals wiederholte Beobachtung schien entschieden für die Hypothese der Membranschrumpfung zu sprechen. Jedoch war es nicht ausgeschlossen, dass die nicht sichtbaren *mittleren Zellen* der Schnitte — noch wassergefüllt waren, namentlich, da an dünnen Schnitten die Kontraktion und die Krümmung ganz ausblieb." An *„isolierten* Griffzellen der Tulpenanthere" gelang es dagegen *Steinbrinck*

(30, p. 103), „das Eintreten der Kontraktion und charakteristischen Deformation *vor* dem Erscheinen der Blasenräume mit Sicherheit oft zu konstatieren." *Brodtmann, Schwendener* und *Colling* haben diese Ergebnisse *Steinbrincks* wohl ganz übersehen, ich finde wenigstens keine Notiz davon, obwohl sie *nach* jener Publikation Steinbrincks geschrieben haben. *Steinbrinck* hat allerdings auch gefehlt, denn für die Versuche an Schnitten benützte er (30, p. 100) „Querschnitte eines (!) aufgesprungenen Staubbeutels einer Gartentulpe, welcher seit etwa einem Jahre (!) in absolutem Alkohol gelegen hatte", und jene Einzelzellen hatte er, wie es scheint, „durch gelinde *Maceration*[1]) mit Salpetersäure oder mit dieser Säure und Kaliumchlorat" isoliert (30, p. 101). Resultate von solchen Präparaten sind nicht einwandfrei und überdies können Resultate von einem einzigen Exemplare nicht als durchaus ausschlaggebend betrachtet werden.

Sowohl meine in den übrigen Abschnitten mitgeteilten Resultate, als die jetzt folgenden Ergebnisse stammen von verschiedenen Antheren, sogar von Antheren verschiedener Pflanzen. Die Einzelzellen wurden ferner nicht durch Maceration, sondern durch Zerreissen und Zerteilen der Schnitte mit Nadeln isoliert und die meisten Antheren waren mit keiner anderen Flüssigkeit als mit Wasser, die andern nur mit verdünntem Alkohol in Berührung gekommen. Es wurden zur prinzipiellen Lösung der Frage auch die kleinsten Veränderungen berücksichtigt, die aus verschiedenen Gründen ohne Zuhilfnahme des Mikrometers einem entgehen können.

a) Kleines Gewebestück, Kontraktion um 3 μ *vor* dem Lufteindringen; nachher noch weitere Kontraktion um 19 μ. Die Gesamtkontraktion ist also sechsmal grösser als jene vor dem Lufteindringen.

b) Stück 480 μ lang; es haftete an einem Ende mit einer Faser und an einer andern Stelle mit ein paar Zellen am Objektträger. Die Kontraktion in der Längsaxe begann *vor* der Schwärzung; es war interessant zu sehen, wie die klebende Faser zuerst gespannt und dann losgerissen wurde vom Boden, in die normale Krümmung zurückschnellend.

[1]) Bestätigt durch *Steinbrinck* selbst in „Schwendener Festschrift", wo er sich auf diese früheren Versuche bezieht. (31, p. 169).

c) Kleines Stück, Verkürzung um etwa 8 μ vor Auftreten von Blasen; mit Eindringen von Luft fortschreitende Verkürzung, die immer stärker wurde; die Krümmung des Stückes erfolgte erst nach dem Auftreten von Blasen in allen Zellen.

d) Vielfache Beobachtungen: Kontraktion *einzelner Zellen* im Gewebe trat ein *vor* dem Auftreten der Blase, zugleich mit diesem erfolgte Zucken der Wände, ohne dass am ganzen Stück Bewegungen bemerkt wurden. Die Bewegungen des ganzen Stückes können freilich dem Auge entgehen, wenn sie sehr klein sind und der Blick nicht auf das freie Ende und seinen Stand am Mikrometer achtet. Bei Gebrauch der stärksten Objektive wird das Gesichtsfeld zu klein zur Beobachtung einzelner Zellen *und zugleich* des Ganzen.

e) Vielfache Beobachtungen: *Vor* dem Auftreten irgend einer Blase Verkürzung, bald darauf zuckende Auslösung unter Auftreten von Blasen, darauf wieder Verkürzung des Stückes und nachfolgende zuckende Auslösung von einer anderen Stelle aus und so weiter, je am gleichen Stücke mehrmals bis zur Schwärzung des Ganzen. Ich konstatierte dies an Querschnitten von *Tulipa Gesneriana* und anderen Tulpenarten, sowie an *Convallaria majalis* und *Salvia pratensis*. Bei gröberen Schnitten ereigneten sich zentrifugale Zuckungen, auch nachdem die ganzen Stücke geschwärzt *erschienen*. Es ist klar, dass auch in diesen Fällen die dem Schnellen zugrunde liegenden, gewaltsamen Verkürzungen durch *Kohäsion* erfolgt waren und zwar von solchen Zellen aus, deren Wasserhaltigkeit (in den Lumina) von schon geschwärzten, darüber liegenden Zellen unkenntlich gemacht wurde, was die oben angeführte Vermutung *Steinbrincks* bezüglich dieses einen Punktes rechtfertigt.

Die Verkürzung der Querschnitte *vor* dem Auftreten der ersten Blase betrug in allen Fällen bei *Tulipa* nur einige Mikron; *das Maximum, 12 μ, traf auf eine isolierte Zelle, bei welcher, wir wiederholen es, bedeutende Hemmungen, welche im Gewebeverband vorhanden sind, in Wegfall kommen.*

Aus den oben unter *e* registrierten Tatsachen geht aber, übereinstimmend mit unserer Theorie (p. 35) hervor, dass die *Alternative:* entweder Verkürzung *vor* Beginn der Schwärzung oder *keine* Kohäsion — *unrichtig* ist. Wir müssen darum auch die schwierigere

Frage beantworten, welcher Teil der Gesamtverkürzung vor dem Auftreten der *letzten* Blase der Kohäsionswirkung zugeschrieben werden muss und welcher ihr nicht zugeschrieben werden darf, ob ein Schnellen erfolge oder nicht. Wie sind diese Summanden zu trennen und zu berechnen? Wir haben folgende Anhaltspunkte: a) die Grösse der Kohäsionskontraktion isolierter Zellen — dieser Faktor ist im Gewebe natürlich niemals grösser, sondern gleich gross oder (gewöhnlich) kleiner; b) die Grösse der Verkürzung *vor* dem Auftreten der ersten Blase oder der ersten Blasen — das ist direkt die wirkliche Grösse der Kohäsionswirkung von einer Zelle oder Zellgruppe aus auf den ganzen Schnitt; c) die Grösse der Zuckungen einzelner Zellen im Gewebe — dieser Faktor tritt nicht ganz auf in der Verkürzung des Gewebes; d) die Grösse der Zuckungen der Schnitte in verschiedenen Stadien der Schwärzung — diese Faktoren zeigen direkt die Grösse der das Schnellen bedingenden Kohäsionsverkürzungen an, doch darf nicht übersehen werden, dass sie infolge möglicher Lähmungen des Stosses zuweilen etwas zu klein sein werden; e) die Gesamtverkürzung bis zum Auftreten der letzten Blase, wenn diese ziemlich bald nach der ersten sich zeigt — das ist in den günstigsten und jedenfalls seltenen Fällen die *Maximalsumme* der Kohäsionswirkungen; gewöhnlich ist immer schon ziemlich starke hygroskopische Schrumpfung vorhanden, bevor in grossen Stücken die letzte Blase auftritt. — Die Grössen unter b, c, d sind nun *ausnahmslos sehr klein, geradezu verschwindend klein; ihre Summe in einem Querschnitt kann also auch nicht bedeutend werden.* Die Grösse unter a ist ansehnlicher, sie beträgt wohl für die am meisten vertretenen Zellarten bei Tulipa bis etwa 15 % der Länge der Zelle, wird aber durch die Widerstände der Epidermis u. s. w. im Gewebe verkleinert. Nehmen wir an, sie betrage im Gewebe noch 10 %, was unter Berücksichtigung der anderen Faktoren eher noch zu hoch gegriffen ist, so ergäbe sich demgemäss für den Fall, dass *alle* Zellen zu *gleicher* Zeit in diesem Betrage sich durch den Zug des Füllwassers kontrahieren und im gleichen Betrage das Stück verkürzen, eine Kohäsionskontraktion von 10 % auch für das ganze Stück. Aber dieser Fall trifft in Wirklichkeit nicht zu. Die maximale Kontraktion mancher Zellen ist gar nicht möglich, bevor *manche andere* wasserfrei geworden sind. *Ein Zusammenwirken hochprozentiger Kontraktion aller Zellen ist dadurch zum vorneherein ausgeschlossen.* Nehmen wir an, sie

sei z. B. für $^3/_5$ aller Zellen möglich, so sinken jene 10 % auf 6 % herab, also auf einen kleinen Betrag für den günstigsten Fall. Eine wirkliche Gesamtkontraktion *aller* Zellen durch Kohäsion müsste sich selbstverständlich äussern in der Verkürzung der Querschnitte vor dem Auftreten der *ersten* Blase, und diese hat bei *Tulipa* kaum je die Grösse von 4 % der Länge des Querschnittes erreicht. Würde somit die höchste Kontraktion vor Auftreten der *letzten* Blase etwa 15 bis 20 % der Länge des Objektes ausmachen, so dürfte man doch nur etwa 3 bis 6 % auf Rechnung der Kohäsion setzen, mag der Schnitt dünn oder dick sein, mag die Wasserhaltigkeit aller Zellen oder nur eines Teiles derselben kontrolliert werden können. Die Richtigkeit dieser Schlussfolgerung, die immerhin keine absolut scharfen, sondern nur ungefähre Grenzen ziehen kann, wird durch die *Tatsache* erhärtet, dass die wirkliche Grösse der oben unter e bezeichneten Gesamtverkürzung, welche überdies den tatsächlichen Kohäsionsbetrag fast immer übertrifft, bei feinen und nicht zu grossen, betreffs sämtlicher Zellen *vollkommen kontrollierbaren* Schnitten regelmässig kaum 8 % beträgt und entweder gar keine oder nur eine sehr geringe Krümmung zustande bringt. Als *Maximum der Grösse e*, also der Totalkontraktion des Querschnittes bis zum Verschwinden des letzten Füllwassers, ergaben sich bei einem Stück von 780 μ Länge volle 80 μ mit Krümmung; das waren jedoch nicht mehr als 10,25 %, wovon *kaum* 5 % der Kohäsion zufiel, weil in so langen Stücken infolge der ungleichen Grössen- und Membranverhältnisse da und dort noch ein Zellumen Wasser enthält und schliesslich das Blasenauftreten zeigen kann, während in anderen Gewebeteilen schon lange die *hygroskopische Schrumpfung* wirkt.

Wir kommen also *in keinem Falle* zu einem ansehnlichen Betrag der Kohäsionskontraktion in einem Gewebestück, und dabei ist nicht zu vergessen, dass oft ein Teil (wenigstens) dieser kleinen Kontraktionen durch Schnellen wieder annulliert wird.

Für die Antheren von Tulipa und ähnlichen Formen ergeben sich hieraus folgende Schlüsse:

1. Verkürzung der Querschnitte durch Kohäsionszug ist oft vorhanden, ist aber in der Regel von sehr geringem Betrag.
2. Die Kohäsionskontraktion hat für die Krümmung der Querschnitte oft gar keine und in den andern Fällen keinerlei ausschlaggebende Bedeutung.

3. In ganzen Klappen sind die Verhältnisse für Kohäsionswirkung wegen Vermehrung der Widerstände eher noch ungünstiger als in Querschnitten.
4. Isolierte Zellen bieten infolge Wegfalls bedeutender Widerstände wesentlich günstigere Verhältnisse für Kohäsionswirkung.
5. Die Antheren von genanntem Bau sind demnach nicht für starke Kohäsionserfolge eingerichtet obwohl die Kohäsionskontraktion in ihnen wirken kann.
6. Die Versuche, welche diesen Schlüssen zugrunde liegen, betreffen nur die sekundäre Oeffnung.
7. Weil das Plasma oder die Zellsäfte eine von der des blossen Wassers verschiedene Kohäsions- und Adhäsionskraft haben können, so können die Kohäsionserfolge für die primäre Oeffnung graduell verschieden sein von denjenigen für die sekundäre Oeffnung.

Wenn man die Ergebnisse sämtlicher Versuche überschaut und überlegt, so findet man, *die Kohäsionskontraktion* werde wohl am besten als *weder schädliche noch sehr nützliche Begleiterscheinung der Oeffnungsbewegung dieser hygroskopischen Mechanismen* betrachtet. Wir wollen deshalb hier unterlassen, nach einer besonderen Bedeutung derselben zu suchen, zumal da die Konstruktion diese Erscheinung mit sich bringt ohne ihretwegen auch nur ein einziges Molekül mehr Baumaterial beansprucht zu haben, während im Gegenteil viel Material verbraucht werden müsste zu ihrer gänzlichen Ausschaltung (noch grössere Versteifung der Epidermis, mehr Faserplatten und Querleisten).

C. Prinzipieller Gegensatz zwischen Kohäsion und Hygroskopie.

Die in den beiden letzten Abschnitten angeführten Tatsachen und Schlüsse bilden nun die praktische und theoretische Brücke zwischen den beiden extremen Theorien: ausschliesslich Kohäsion oder ausschliesslich Hygroskopie. *Ursprung* (48, p. 657) hat das Vorkommen beider Kontraktionsarten schon vor drei Jahren auch für die *Equiseten* festgestellt und nach neuen Versuchen mit entschiedensten Ergebnissen gegen *Steinbrinck* verteidigt. *(Ursprung*

49, p. 82—84; 50, p. 217; *Steinbrinck,* 41, p. 218 ff.) *Ursprung*'s diesbezügliche Ergebnisse werden ebenfalls durch meine vielen Versuche an *Equiseten* bestätigt. Selbstverständlich lassen diese Resultate den prinzipiellen Gegensatz zwischen Kohäsion und und Hygroskopie ganz unberührt.

Ziemlich am Anfang dieser Abhandlung führten wir unter dem Titel „Vergleichungsresultate" aus der Literatur einen *Vermittlungsversuch* an, welcher diesen Gegensatz aufheben will und den wir nun eingehend behandeln müssen, um die beiden Verkürzungsursachen, welche bei den Antheren oft nebeneinander operieren, durch genaue Charakterisierung gegen jede Vermischung sicherzustellen. *Jost* also (p. 514 f) hat ihn, wie wir teilweise schon gesehen, vorgelegt mit den Worten: „Es will uns aber scheinen, als ob die „Kohäsionshypothese" mehr leiste als irgend einer der zahlreichen, bisherigen Erklärungsversuche, die wir im einzelnen nicht würdigen können. . . . wohl aber haben wir zum Schluss darauf hinzuweisen, dass die Kohäsion des Füllwassers vielleicht auch bei den Quellungsvorgängen mitspielen könnte, so dass also *zwischen Quellungs- und Kohäsionserscheinungen nicht der prinzipielle Gegensatz vorläge,* wie es auf den ersten Blick zu sein scheint. — Wir sahen, dass nach *Bütschli* den quellbaren Körpern ein *wabiger Bau* zukommt, dass die *Waben* in gequollenem Zustand des Körpers mit Flüssigkeit erfüllt sind, im trockenen Zustand aber durch Umsinken der Wände kollabieren. Die Kräfte, die zur Deformation der Wabenwände führen, werden wir jetzt unschwer in dem *Kohäsionszug der verdunstenden Wabenflüssigkeit* erkennen. Wir können also die einzelne Wabe mit der fibrösen Zelle der Antherenwand vergleichen." Dieser Schlusspassus aus der 32. der *„Vorlesungen über Pflanzenphysiologie"* hat darin seinen Wert, dass das Kollabieren der hypothetischen Waben, resp. ihrer Wände, auf Kohäsion zurückgeführt wird, was übrigens wohl auch schon durch *Bütschli* geschehen ist. Es wäre aber besser, die einzelne *Wabe* mit einer *Parenchymzelle,* statt mit einer anatomisch so stark differenzierten, fibrösen Zelle zu vergleichen. Die Kohäsion kann ja auch, und noch vollkommener, in der Parenchymzelle wirken; und dass die hypothetischen Waben mechanisch aussteifende Fasern besitzen, welche dem kohäsiven Einziehen widerstehen und das Kollabieren der Wände im Gewebe illusorisch machen können, ist doch äusserst

unwahrscheinlich. Wir würden es ferner für richtiger halten, wenn *Jost* in obigen Sätzen „Schrumpfungsvorgänge“ statt „Quellungsvorgänge“ gesagt hätte, denn es werden erstere, nicht letztere, mit der Kohäsionskontraktion verglichen. Zur Unterscheidung kann man dem hygroskopischen *Schrumpfen* das kohäsive „*Schrumpfeln*“ entgegenstellen, nach einem sehr guten Vorschlage *Steinbrincks* (36, p. 223). Das sei nur nebenbei bemerkt. Die Hauptsache ist der versuchte *Weg zur Lösung* und dieser Weg führt vollends neben das Ziel. Der „prinzipielle Gegensatz“ zwischen Kohäsion und hygroskopischer Kontraktion der Antherenklappen bleibt nämlich auf jeden Fall bestehen, ob die *Bauelemente der Membranen* so oder anders sich verhalten, ob sie selbst kohäsiv oder hygroskopisch sich verkleinern. Dieses letztere kann man *Membranproblem* nennen, dessen Lösung bei der ultramikroskopischen Feinheit der Objekte praktisch zurzeit nicht möglich ist. *Wabenbau* vorausgesetzt, würde es sich beim Membranproblem ebenfalls darum handeln, ob die schwindende Flüssigkeit des Wabenlumens oder erst das Vertrocknen der Wabenwände die Kontraktion bewirke, was selbstverständlich ebenfalls *wieder prinzipielle Gegensätze* sind, oder ob sich auch da die beiden Kontraktionsarten in den einzelnen Waben folgen. Da die Waben die kleinsten Membranelemente darstellen sollen, wäre aber die Frage nicht zu umgehen, ob bei der Kleinheit der Wände eine Einfaltung derselben überhaupt möglich wäre. — Ob nun die Zellmembranen aus *Waben oder aus Micellen* bestehen und ob sie im ersten Falle durch Kohäsion oder Hygroskopie der Waben schrumpfen, auf das kommt es beim *Antherenproblem* gar nicht an. Denn das Schrumpfen der Wände der Zellen beruht auf jeden Fall auf dem Schwinden des inneren Imbibitionswassers und *dieses Schrumpfen* wird gegenüber der passiven Einfaltung durch den Kohäsionszug des entweichenden Lumenfüllwassers als *hygroskopisches* bezeichnet. *Beim hygroskopischen Schrumpfen wird die Membran kleiner,* sie zieht sich gleichsam in sich selbst zusammen; beim Kohäsionsschrumpfeln wird sie nur gebogen, sie bleibt gleich gross oder wird unter Umständen durch den dehnenden Kohäsionszug sogar noch grösser. *Die beiden Vorgänge sind also nicht bloss prinzipiell von einander verschieden, sondern sie sind einander diametral entgegengesetzt und können niemals zu gleicher Zeit in der gleichen Zelle stattfinden.*

D. Verlauf und Grösse der hygroskopischen Schrumpfung.

Die Tatsachen der Kohäsion und Hygroskopie wurden bisher stets nur soweit berücksichtigt, als es für den jeweiligen Abschnitt nötig war. Es sollten dadurch überflüssige Wiederholungen möglichst vermieden und die jeweilen zu behandelnden Tatsachen umso schärfer gefasst werden. So sind wir schrittweise bis zum letzten Teile der Kontraktionsstadien gelangt. Die Fragen nach der Grösse der rein hygroskopischen Kontraktion und nach dem Endergebnis der Kontraktionen bleiben noch zu beantworten. Als Einleitung zu dieser Antwort, wie auch zur Bekräftigung der bisher aufgestellten Regeln und Ausnahmen seien nun einige *Totalbilder der Kontraktionserscheinungen an Querschnitten und kleineren Stücken* gezeichnet. Alle Objekte stammen von *Tulpenantheren.*

a) Beinahe vollständiger Querschnitt durch alle vier Klappen, die in solchen Schnitten wie Fangarme aussehen. *Fast alle* Zellen hatten das Lumenwasser abgegeben, als die Krümmung begann; unmittelbar nachher traten noch in zwei Lumina Blasen auf, es waren die letzten und alle Kohäsionsmöglichkeit war damit verschwunden. Sowie die Krümmung begann (unter dem Ocularmikrometer beobachtet), setzte ich einen Chronometer in Funktion. Die Zeitdistanz zwischen dem Beginn der Krümmung und dem letzten Blasenauftreten betrug kaum eine Sekunde; vom Beginne bis zum Schluss der Krümmung verliefen 35,5 Sekunden.

b) Querschnitt, 576 μ lang. Kleine Kontraktion trat ein infolge der Kohäsion, die Zellen schnellten beim Reissen des Füllwassers mehrmals auseinander. Kurz nach dem Auftreten der letzten Blasen trat ein sehr rasches Zusammenziehen ein, aber ohne Krümmung. Die Kontraktionsdauer nach dem Auftreten der letzten Blasen betrug 5,5 Sekunden.

c) Querschnitt, 780 μ lang. Verkürzung um 27 μ oder 3,4 % vor Auftreten einer Blase, um 80 μ oder 10,25 % vor Auftreten der letzten Blase, um 210 μ im ganzen bis zum Schluss, also total um 27 % der *Objektlänge.* Die rein kohäsive Kontraktion betrug 27 μ oder gut 12 %, die gemischte 53 μ oder gut 25 %, die rein hygroskopische 130 μ oder gut 61 % der *Gesamtkontraktion,* die während 1 Minute beobachtet wurde.

d) Vollständiger Querschnitt durch eine Klappe. Nur eine sehr geringe, ohne Mikrometer nicht bemerkbare Spur von

Verkürzung vor Auftreten einer Blase. Das Auftreten der Blasen wurde dann fast sofort sehr lebhaft und fand rasch im ganzen Querschnitt in folgender Weise seinen Abschluss. Es traten mehrmals streckenweise die Blasen in mehreren Zellen zugleich auf, sozusagen salvenweise. Jeder Salve *folgte* (ging *niemals* voran, auch nicht in anderen Fällen) plötzlich ein ungemein rasches und ausgiebiges, fast sprungweises Kontrahieren. Die energische Kontraktion setzte sich noch lange fort, nachdem es in den Zellumina überall vollkommen ruhig geworden war und das Aendern der Lichtbrechung überall ein Ende hatte. Der im Wasser normal eingebogene Klappenarm war am Schlusse der Bewegung gerade gestreckt.

e) Querschnitt durch eine Klappe. Anfangs krümmte sich der Klappenarm noch stärker einwärts, also gegenteilig zur Rückkrümmung[1]), dann erfolgte Blasenauftreten unter Zuckungen und langsames Zurückkrümmen. Das Zurückkrümmen dauerte nach Wasserentleerung aller Zellumina etwa zwei Minuten lang. Der Arm war am Schluss nicht blos gerade gestreckt, sondern teilweise zurückgebogen und zugleich von einer Stelle aus aufwärts gekrümmt.

f) 4 Zellen, zusammen 117 μ in Wasser messend, kontrahierten sich schon einigermassen vor dem Auftreten der Blasen, nachher jedoch energischer. Trockenmaß 84 μ, also Totalverkürzung um 28,2 %.

g) Bei einer isolierten, unverletzten, nie anders als mit Wasser, wie alle obigen Objekte, behandelten Zelle betrug die Kohäsionskontraktion 14 %, die nach dem Schnellen erfolgte hygroskopische Kontraktion allein 21 %.

Es wurden alle Messungen sehr exakt ausgeführt, aber stets innerhalb weniger Minuten oder Sekunden. Ich habe mich jedoch mehrfach davon überzeugt, dass nach Beendigung der sichtbaren Bewegung die Kontraktion noch ganz langsam fortschreitet und nach einiger Zeit wieder ein messbares Ergebnis liefert. Die angeführten Ergebnisse sind deshalb nur für die Kohäsions- und für die gemischte Kontraktion absolute Werte, für die rein hygroskopische Kontraktion dagegen zu klein; trotz-

[1]) Erklärung später.

dem trägt letztere schon in den angeführten Resultaten ausnahmslos den Sieg über die *beiden* ersteren davon.

Die Resultate aller Versuche *ohne Ausnahme zwingen,* in vollkommener Uebereinstimmung mit der Kontraktionstheorie aus den Bauverhältnissen, die wir früher darlegten, für die Antheren vom Tulipa-Bau zum *Schlusse: Diese Antheren sind hygroskopische Mechanismen, obwohl Kohäsionskontraktionen nicht ganz von ihnen ausgeschlossen sind.* Das Studium über den Sitz der hygroskopischen Kontraktion und über die notwendigen Grenzen der Kohäsionswirkung wird aber dazu führen, diesen Schluss auf die meisten Klassen der Antheren auszudehnen.

Wir haben bis jetzt die Kontraktionsvorgänge an Elementen und Elementgruppen von Antheren betrachtet, weil man nur auf diesem Wege zu sicheren Ergebnissen gelangt. Die Kontraktionsgrössen an *ganzen Antheren und an grossen Teilen,* denen natürlich keine anderen als die besprochenen Ursachen zugrunde liegen können, werden nun durch folgende Zahlenreihen veranschaulicht. Die ersten Beispiele zeigen die Dauer des Vertrocknungsvorganges, die übrigen nur die letzten, definitiven Maße.

1 h 43 Min. Anthere, wassererfüllt, glattgestreckt (vorher aussen mit Filtrierpapier getrocknet), lang 16 mm,
2 h 33 Min. Anthere, immer vertrocknend auf dem Maßstabe liegend, lang 12,8 mm.
3 h 3 Min. Anthere, immer vertrocknend auf dem Maßstabe liegend, lang 9 mm.

Verkürzung also in den ersten 50 Minuten um 20 %, in weiteren 30 Minuten nochmals um 23,7 %, *total* um 43,7 %.

1 h. 42 Min. Bruchstück, wassererfüllt, aussen getrocknet, lang 6 mm.
2 h 32 Min. Bruchstück, immer vertrocknend auf dem Maßstabe liegend, lang 4,4 mm.
3 h 2 Min. Bruchstück, immer vertrocknend auf dem Maßstabe liegend, lang 3,7 mm.

Vertrocknung also in den ersten 50 Minuten um 26,6 %, in weiteren 30 Minuten nochmals um 11,7 %, *total* um 38,3 %; die *definitive* Totalverkürzung, deren Zeitpunkt ich nicht beachtete, betrug aber bei diesem Bruchstück (etwa der dritte Teil einer ganzen Anthere, mit dem Fussteil) 42,6 %.

Einzelne Zellen		Wassergefüllt	Gleich nach dem Vertrocknen	Länger trocken
Zelle a	lang	82,4 μ	66,6 μ	61,1 μ
„ b	„	97	75	72
„ c	„	83	67	63
„ c	breit	36,6	32,3	30,5

		Nass	Trocken	Verkürzung um
Ganze Anthere	lang	12,1 mm	6 mm	50,4 %
„	„	12.1	6,9	42,9
„	„	15,4	8,2	46,7
„	„	17	9	47
„	„	17,7	9	49,1
„	„	17	9,3	45,2
„	„	18	9,5	47,2
„	„	4,9 (!)	2,2	55,1
Bruchstück	„	12,6	6,4	49,2
Ganze Klappe	„	9,15	5	45,2
„	„	11,8	6,5	44,9
Ganze Anthere,	ganze Breite	6	3	50
„	„	5,5	3	45,4

Zum Ausdruck *„ganze Breite“* sei beigefügt, dass man die nassen Klappen mit der Nadel sorgfältig auf dem Maßstab ausbreiten muss, um jene zu erhalten.

Diese Zahlen bezeichnen die maximalen, natürlichen Grössen und Differenzen, abgesehen vom Turgorbetrag. Die Trockenmaße sind aber gleichwohl noch nicht absolut maximal. Um diese herauszufinden, erhitzte ich mehrere Exemplare sorgfältig auf dem Objektträger über der Bunsenflamme bis zum leichten Bräunen, aber in verschiedenen Intervallen immer nur je ein Stück.

		Lufttrocken	Erhitzt	Verkürzung um
Anthere	lang	10,25 mm	10 mm	2,4 %
„	breit	2,6	2,5	3,8
„	lang	9,1	9	1
„	breit	2,1	2	4,7

		Lufttrocken	Erhitzt	Differenz
Bruchstück	lang	864 μ	846 μ	18 μ oder 2 %
„	„	879,8	861,5	18,3 „ 2
„	„	480	472	8 „ 1,7

Diese Resultate, die in der Grössenordnung vollkommen miteinander übereinstimmen — maximaler Abstand 3,7 % —, zeigen, dass die definitive natürliche Verkürzung der Antheren die absolute fast erreicht.

Die Gesamtverkürzung der *Tulpen-Antheren* in der Länge und Breite beträgt demnach etwa die Hälfte ihres Maßes im nassen Zustande, die Turgordehnung nicht inbegriffen. *Colling* (p. 55) fand für Tulipa Gesn. in der Längsrichtung bloss 34,4 %; da weitere Angaben vollständig mangeln, so kommt man auf den Gedanken, dass dieses so niedrige Resultat von der Messung einer einzigen Anthere stammt und dass die Kontraktion noch nicht definitiv war. Die Breitenkontraktion hat *Colling* bei Tulipa nicht gemessen; dagegen schreibt er noch: „Die Faserzellen von Tulipa Gesneriana schrumpfen um 50 %."

Die Klappen der Tulpenstaubbeutel krümmen sich indes nicht auf ihrer ganzen Breite gleichmässig zurück. *Schwendener* (24. p. 4 f.) verlegt bei Tulipa G. die Krümmung in den „mittleren Teil" der Klappen und es ist nach ihm „auch das Vorkommen typischer Sternfiguren auf die *Innenseite dieses* Teiles beschränkt. Die gerade bleibenden Wandpartien der Klappe zeigen nur unvollständige oder gar keine Sternfiguren." *Colling* (p. 49) sagt etwas abweichend, „dass an *dieser* Stelle (etwa Mitte der Klappenwand) die Fasern auf der *Innenwand häufiger als sonst* anastomosieren und dass dort auch Griffzellen nicht selten sind." Die andern Klappenteile lässt *Colling* nämlich aus U-Fasern und etwaigen Ringfasern bestehen. Wir haben jedoch im anatomischen Teile gezeigt, dass die ganze Klappenbreite, die mittlere Zone inbegriffen, viele *Doppelsternzellen* aufweist, dass zerstreut zwischen ihnen Zellen mit einem bis mehreren Ringen in der Mitte und halbsternförmigen Anastomosen zu beiden Seiten, und zwar in verschiedenen Stellungen der Längsaxen sich in der äussern, an die Epidermis grenzenden Endotheciumschicht finden, und dass ausserdem die inneren Schichten viele schraubenartige Fasersysteme (am Rande auch die äussere Schicht) besitzen. Die bisherige Erklärung basiert demgemäss auf wesentlich mangelhafter und unrichtiger Anatomie. Die tatsächlichen Bauverhältnisse müssen uns andere Gründe an die Hand geben. *Colling* selbst (p. 48) macht noch auf einen andern Umstand aufmerksam: „Bei den meisten mehrschichtigen Endothecien kommt ein Um-

klappen der Valveln dadurch zustande, dass bezüglich der Anzahl der Fasern ein Gegensatz zwischen der innern und der äussern Faserzellschicht besteht. Gewöhnlich sind nämlich die Zellen der innern Schicht nach allen drei Dimensionen kleiner — oft bedeutend kleiner — als die der äussern, behalten aber dieselbe Zahl der Fasern. In den Wänden der äussern Schicht ist also mehr kontraktionsfähige Membran als in den der innern, was eben ein Auswärtsbiegen der Klappe im Gefolge hat. Den geschilderten Bau und dieselbe Funktion zeigten u. a. die Antherenwände von: Gladiolus, *Tulipa Gesneriana — —.*" Unser *folgender Abschnitt* zeigt, *dass die Fasern beim Vertrocknen sich sogar etwas verbreitern, verdickern;* dieses hier vorausgesetzt, trifft *Colling,* der wie es scheint das Verhalten der Fasern nicht geprüft hat, *das Richtige,* obwohl übrigens der Ausdruck „mehr kontraktionsfähige Membran" wie wir sehen werden unrichtig verstanden ist. Tatsächlich lehrt jeder Blick auf einen Querschnitt, dass die Fasern in vielen inneren Zellen dichter stehen als in den äussern. Wir finden jedoch dieses Verhalten oft durch die ganze Klappenbreite; woher also die *lokal verschieden* starken Krümmungen? Die äussere Partie der Klappen bleibt meist ganz gerade, während die mittlere Partie und der Teil am Connectiv sich rückwärts krümmt. Das steht zweifelsohne mit dem *Wechsel der Schichtzahl* im Zusammenhang. a. Am äussern Ende besteht das Endothecium aus drei, vier bis fünf Faserzellschichten und die innersten Schichten bestehen oft ebenfalls aus grossen Zellen: das erklärt, dass zwar auch dieser Teil sich durch Schrumpfen *verkürzt, aber sich nicht oder nur schwach krümmt,* denn um zwei und mehr Schichten stark zu krümmen, ist die äussere Schicht zu schwach. b. Dann mag dazu beitragen, dass da und dort in den mittleren Teilen der Klappe die halbsternförmigen Faseranastomosen etwas öfter vorkommen als ausserhalb derselben, doch gibt es, wie schon früher betont wurde, nirgends Zonen mit homogenen Fasersystemen. c. Die grossen Einzelzellen, welche da und dort die normale Doppelschicht durchbrechen, unterbrechen ebenso die Krümmung, wenn ihre Wände epidermwärts und tapetenwärts gleich gebaut sind. Es könnte aber vielleicht auch die viel schwächere Verholzung der Faserteile an der *Aussenwand* eine stärkere Schrumpfung der Aussenwand erlauben. (Siehe Punkt 5 Seite 21—23.) Die Forschung hat hier noch mehrfach einzusetzen.

Es gibt ferner Querschnitte, welche sich nicht bloss in der Ebene des Schnittes, sondern von irgend welcher Stelle aus sich *aufwärts oder abwärts krümmen*. Das begreift man leicht, wenn man überlegt, dass der Bau der obern und untern Wände bezüglich der Faserzahl oder Faserverzweigung ebenfalls zuweilen wechselt: bei dickeren Schnitten kann es sich treffen, dass die unteren Zellen dieser und jener Stelle kleiner sind als die obern, und umgekehrt, denn die Zellgrössen wechseln bei *Tulipa* auch in der gleichen Schicht, wie die Angaben im anatomischen Teile gezeigt haben.

Eine wesentlich verschiedene Ursache dagegen liegt dem *vermehrten Einwärtskrümmen* zugrunde, das an Querschnitten und an Klappen der Zurückkrümmung *vorausgehen* kann. Die Wasserabgabe kann nämlich an der direkt an die Luft oder nur an zerrissene, sehr lückenhafte Tapetenreste grenzenden Faserzellschicht rascher vor sich gehen als an der durch die Epidermis geschützten Aussenschicht. Dadurch kommt der Kohäsionszug in der inneren Schicht früher zustande als in der äussern und kann an Stellen günstiger Zellenverhältnisse für einige Augenblicke eine kleine Einwärtsbewegung bewirken, zumal da in der *Epidermis*, wie die Versuche bewiesen haben, eine *gleichgerichtete* Krümmungsbewegung sich geltend zu machen sucht.

Hier ist schliesslich noch eines *Einwandes* zu gedenken, den *Steinbrinck* in seiner neuesten Arbeit vor kurzem gegen die hygroskopische Schrumpfung erhob, sehr klar und zweifellos formulierte und mit *zwei Zeichnungen* unterstützte, deren Aussehen — nach Meinung des Autors — den *sicheren Sieg der Kohäsion* verkündet und die *hygroskopischen Wirkungen fast total annulliert erscheinen lässt*. Wir bringen diese Zeichnungen unter dem Zitat in getreuer Kopie nach Maß und Gestalt. *Steinbrinck* (44, p. 721 bis 723) schreibt: „So haben *Schwendener* und *Colling* aus der Beobachtung von mikroskopischen Antherenquerschnitten geschlossen, dass ihre Zellen wasserleer und lufterfüllt wären, wenn sie sich in der gewöhnlichen Weise kontrahierten. Sie haben aber nicht beachtet, dass diese starke Kontraktion nur bei *dicken Schnitten* eintritt, in denen zahlreiche Zellen geschlossen geblieben sind. Indem sich die angeschnittenen, oberflächlichen Zellen des Schnittes beim Wasserverlust mit Luft füllen, kann es den Anschein haben, als ob das genannte Gewebe voll Luft wäre. Wäre dies wirklich

der Fall und beruhte die Austrocknungsbewegung der Antheren auf Membranschrumpfung, so wäre nicht einzusehen, warum ein *dünner Schnitt* sich anders verhalten sollte als ein dickerer. In Fig.[1]) 4 a und b sind nun aber zwei trockene Antherenquerschnitte der Kaiserkrone *(Fritillaria imperialis)* abgebildet, die im durchfeuchteten Zustande ganz gleich geformt und gleich gross waren. Der eine von ihnen (Fig. 4 b) hat diese Form und Grösse nur wenig verändert, weil seine *Zellen durch den Schnitt geöffnet* waren, der andere hat sich dagegen kontrahiert wie die natürlichen Staubbeutel, weil er dicker war und noch genügend viele *geschlossene* Zellen enthielt." *Steinbrinck* schliesst hiemit die Erklärung seiner so entschiedenen Behauptungen über diesen Punkt.

Folgendes sind die zwei Querschnittformen von *Fritillaria imperialis,* die Steinbrinck als *beweisende Zeugen* vorführt.

Fig. 4. Kopie.

Diese Bilder überraschen mich nicht. *Zuerst* sei auf folgendes aufmerksam gemacht. Fig. 4 b ist von einem Querschnitt genommen, dessen „Zellen durch den Schnitt geöffnet waren". Der Querschnitt war also so fein, dass *alle Zellen durchschnitten* wurden und dass der ganzen Ausführung *Steinbrincks* zufolge *nur* diese zerschnittene Zellschicht vorhanden war. *Steinbrinck* sagt nicht, ob er diesen Schnitt durch ein Mikrotom oder von freier Hand ohne Paraffineinbettung erhielt. Im ersteren Falle ging der Schnitt durch Verhärtungsflüssigkeiten, wodurch der Versuch an Bedeutung viel verliert. Im zweiten Falle ist es mehr als wahrscheinlich, dass der feine Schnitt mit den durchschnittenen Zellen an verschiedenen Stellen beim Ueberführen auf den Objektträger auseinandergefallen ist und dort nur noch durch die Cuticula den Zusammenhang behielt, wie mich viele Erfahrungen lehren. Damit verliert das Versuchsobjekt wiederum den entscheidenden Wert. *Zweitens,* angenommen, das Objekt sei vollkommen einwandfrei, also nicht gehärtet und nicht auseinandergefallen, so ist ein anderer Punkt zu erwägen. Ein

[1]) Bei *Steinbrinck selbst* Fig. 13 a und b.

vollständiger Antherenquerschnitt ohne ganze Zellen — einige wenige würden das gar nicht hindern — und ohne ganz aussergewöhnlich mächtige Cuticularschichten, welche übrigens bei einem solchen Objekt unbedingt eine Einkrümmung statt Zurückkrümmung bewirken würden, ist *niemals* fest genug, um, an der Nadel gehalten, die vier Klappenarme horizontal in die Luft strecken zu können. Es ist jeder Zweifel vollkommen von der Annahme ausgeschlossen, dass Fig. 4 b das Bild eines Querschnittes gibt, der *überall auf dem Objektträger aufruhte* und in dieser Lage vertrocknet ist. Damit ist das Resultat wiederum kritisch nicht verwertbar. Die Zeichnung macht wirklich den Eindruck eines Bildes von einem *angeklebten Querschnitt*. Bei *Tulipa* wie bei anderen Antheren, die ich auf ihr Verhalten prüfte, tritt das Ankleben sehr gerne ein. *Schwendener* (24, p. 2) stellte auch Versuche an mit *Fritillaria imperialis* und sagt gerade von diesen Antheren — es gilt aber wohl überhaupt für fast alle Objekte —: „Lässt man die Schnitte auf dem Objektträger austrocknen, so adhärieren sie *häufig* mehr oder weniger am *Glas*. Um solche Fehlerquellen zu vermeiden, ist die oben erwähnte Befestigung des Versuchsobjektes auf der Nadelspitze oder sonst in geeigneter Weise zu empfehlen." Man darf nicht vergessen, dass *Steinbrincks* Schnitt nur Zell*teile* enthält und dass er gerade mit den *unverletzten, unteren* Zellwänden dem Objektträger *aufliegt*, was das Festkleben gegenüber Schnitten mit ganzen Zellen, die bedeutend mehr Energie auf die Ueberwindung der Widerstände verwenden können und trotzdem häufig am Glase haften, noch erleichtert. *Drittens*. Nehmen wir indes an, auch das Festkleben sei nicht erfolgt. Die Konsequenzen werden dadurch für die Beweiskraft des *Steinbrinck*'schen Vergleiches nicht günstiger. Das Objekt liegt mit den grössten Flächen, welche die Zellreste bieten, am Boden auf, es bestehen keine ganzen Fasersysteme mehr, die beiden Tangential- und zwei Radialwände sind vielleicht verkürzt, die obere Wand ist weggeschnitten. *Steinbrinck* hat freilich unterlassen, anzugeben, wie gross die vorhandenen Zellreste noch waren und zu welcher Art die bezüglichen Fasersysteme gehörten; genaue Angaben müssten das Urteil graduell beeinflussen. Auf jeden Fall waren die (im Querschnitt) oberen Teile der Fasern weggeschnitten und die Fasersysteme verstümmelt infolge dieses „Antherenquerschnittes", der

die Zellen durchschnitt. Damit fällt aber einerseits ein Teil der Energie in jeder Zeile weg und anderseits tritt notwendig eine bedeutende *Aenderung* des Zusammenwirkens der noch übrigen Energien in den zerschnittenen Fasersystemen ein. Dadurch kann die Ueberwindung des Reibungswiderstandes zur Unmöglichkeit werden oder es kann die *veränderte Tendenz* des Zusammenwirkens der verminderten Schrumpfungsenergien sogar eine Richtung annehmen, welche gar keine Ein- oder Zurückkrümmung der invaliden Klappenarme mehr anstrebt, auch nicht bei Annahme normalen Haltens des Objektes an einer Nadelspitze.

Steinbrincks Versuch mit dem *feinen Querschnitt* aus blossen Zellfragmenten ist somit *hinfällig*. Aber auch sein Schluss aus dem *gröberen Schnitt* zu gunsten der Kohäsion ist unbewiesen! Ob nämlich der Versuch mit dem feinen Schnitt Geltung habe oder nicht, auf jeden Fall muss genau geprüft werden, ob die starke Kontraktion des dickeren Schnittes erfolgte *vor oder nach* der Entleerung der Zellumina vom Wasser. Ist dieser Schnitt zu dick für diese Prüfung, so ergibt sich eben kein sicheres Resultat. Ist er aber fein genug, um jede Täuschung auszuschliessen, so kann das Resultat nicht durch zweifelhafte Vergleiche umgestossen werden. *Derartig feine Schnitte, sowie isolierte Zellen, dienten mir als Material zu den entscheidenden Versuchen.* Wenn *Steinbrinck* den Beweis für die Unmöglichkeit hygroskopischen Schrumpfens aus Zell*resten* gewinnen will, so muss er solche wählen, welche sicher nicht ankleben und dann genaue Messungen der einzelnen Elemente vornehmen. Was diesbezügliche, exakte Versuche ergeben, zeigt der nun folgende Abschnitt.

4. Mechanische Funktionen der Fasern und der Membranen.

A. Aktivität der Fasern.

Purkinje und *Meyen* hatten vor gut 70 Jahren die Krümmungsursachen der Antherenklappen in die Fasern verlegt. *Purkinje* (p. 12) hielt aber die Fasern für Röhren und glaubte, es gebe auch solche ohne verbindende, dünne Membran. *Meyen* (11, Bd. III, p. 136) trat entschieden für hygroskopische Krümmung der Fasern ein. Vierzig Jahre später trat *Chatin* teilweise

auf ihre Seite und schliesslich vollständig *Schinz* (anno 1883). *Mohl* dagegen bekämpfte die Ansichten von Purkinje und Meyen und verlegte die Aktivität in die Epidermis und in die dünnen Membranen, was teilweise ebenfalls *Chatin* tat. Ganz entschieden trat weiterhin *Schrodt* (78, p. 39) gegen die behauptete Aktivität der Fasern auf, die er als „Hebelarme — als Widerstände gegen Druck oder Zug" auffasste, und diese Anschauung wurde von den folgenden Forschern bis heute festgehalten. *Brodtmann* (p. 39) schrieb sogar, dass „*heute* (a. 1898) *wohl niemand mehr der Ansicht ist, dass die Fasern beim Schrumpfen sich aktiv bewegten*". *Schwendener* (24, p. 6) machte direkte Prüfungen und gelangte zu folgendem Resultat: „Dass die isolierten Verdickungsleisten der Faserzellen sich beim Austrocknen weder messbar verkürzen noch irgendwelche Formveränderungen erfahren, davon habe ich mich bei *Tulipa Gesneriana*, wo brauchbare Präparate durch Zerreiben der Schnitte leicht erhältlich sind, durch wiederholte Beobachtungen überzeugen können. Eine durch ungleichmässige Schrumpfung bedingte Krümmungstendenz dieser Faserleisten ist also nicht vorhanden." *Colling* (p. 8) scheint die Aktivität der Fasern nicht geprüft zu haben, lehnt sie aber gleichfalls entschieden ab.

Diesen letzteren Urteilen kann ich nicht beipflichten, denn auch hier sprechen die Tatsachen anders, wie sich aus den zunächst folgenden Ueberlegungen ergibt und wie vielfache Versuche mittelst genauer Messungen zeigen.

a) Mathematischer Beweis.

Zellen mit Ringfasern, die alle sich an zwei Polen kreuzen und am Aequator regelmässige oder unregelmässige Abstände voneinander aufweisen, kurz, *Doppelsternzellen* können sich entweder überhaupt in keiner Richtung oder nur einseitig kontrahieren, wenn die Fasern sich nicht selbständig verkürzen. Stellen wir uns eine Hohlkugel mit kontraktiler, dünner Wand vor. Der Umfang dieser Kugel sei 200 μ. Diese Kugel besitze zehn Meridiane von Eisen, je 2 μ dick, und am Aequator je 18 μ voneinander abstehend. Nun sollen sich die dünnen Membranen, die mit den eisernen Meridianen untrennbar verbunden sein sollen, in der Weise gleichmässig kontrahieren, dass sich am Aequator eine Verkürzung derselben um total 30 μ, also für jede Membran

fläche daselbst um 3 μ ergibt. Dass die Verkürzung längs den Eisenstäben, überhaupt von Pol zu Pol, nicht möglich ist, liegt auf der Hand, denn die Stäbe bleiben gleichlang und die Pole nähern sich einander nicht. Die Membran müsste sich somit von einem der Pole losreissen und ebenso wenigstens von einem der Meridianstäbe, um eine Längsverkürzung wenigstens auf einer Seite möglich zu machen. Also eine schadlose Verkürzung parallel zu den Meridianen ist unmöglich. Gleichfalls unmöglich ist die Kontraktion parallel dem Aequator ohne Losreissen der Membranen je auf einer Seite der Stäbe, falls die Membranenstäbe fest und unbeweglich sind. Sind die Stäbe dagegen entsprechend biegsam, so kann die Kontraktion der Membranen in der Richtung des Aequators einen Zusammenschub der Stäbe unter zugleich erfolgender Abflachung derselben bewirken. Der Aequator würde dadurch kleiner und die Polaxe länger. Letzteres wäre unausbleiblich, weil die gebogenen Stäbe nicht kürzer, sondern nur die Bogen flacher und somit ihre (gedachten) Sehnen länger würden.

Einer dieser beiden Fälle ist nun unbedingt in den *Doppelsternzellen* realisiert. Ohne Kontraktion, d. h. Kürzung der Stäbe, können diese Zellen sich hygroskopisch entweder gar nicht verändern, oder sie werden einerseits schmäler und anderseits länger. Die Messungen zeigen aber, dass die Doppelsternzellen durch hygroskopische Schrumpfung *allseitig* kleiner werden.

Wir kommen sonach für *Doppelsternzellen* zum unabweisbaren Schluss, dass sich *vor allem die Fasern* kontrahieren müssen, soll die tatsächliche Verkleinerung der Zelle sich ergeben. Für den Fall, dass die Fasern sich stärker kontrahieren als die dünnen Membranen, erfolgt kein Reissen, sondern eine Fältelung der Membranen.

Schwendener hat die Schlüsse aus seinen Ergebnissen von *Tulipa* generalisiert, wohl deshalb, weil man nicht leicht annehmen kann, dass der innere Bau der Fasern von Art zu Art wesentlich variiere. Wir dürften mit gleichem Rechte unser obiges Resultalt verallgemeinern und den Fasern aller Systeme aktive Kontraktion zuschreiben; die Uebergänge zwischen den typischen Systemen, sogar in der gleichen Anthere, legen das sehr nahe. Die mathematischen Erwägungen drängen sich indes ihrer positiven Resultate wegen so sehr auf, dass wir sie auch noch auf andere typische Fälle ausdehnen wollen.

Bei den *Schraubenzellen*[1]) wäre ohne Faserschrumpfung eine Kontraktion der Membran hart den Schraubenwindungen entlang unmöglich, möglich dagegen quer zu ihnen. Aus einer solchen Schrumpfung ergäbe sich eine Verkürzung der Zelle, jedoch keine Verschmälerung der Breite. Die Schraubenbänder würden sich nämlich an Länge gleichbleiben, auch die gleiche Windungszahl behalten und trotzdem in einen engeren Raum zusammengedrängt werden. Das müsste notwendig eine Verbreiterung der Zelle zur Folge haben, während in Wirklichkeit die Breite der Zelle bei der hygroskopischen Kontraktion abnimmt, wie die Messungen beweisen. Die inneren Faserzellschichten von *Tulipa* besitzen manche Schraubenzellen.

Die *Ringzellen* schrumpfen hygroskopisch nicht bloss quer zu den Ringen, sondern gemäss den Messungen auch in der Ringebenen, so dass die Ringe kleiner werden. Das ist ohne aktive Schrumpfung der Ringfasern selbstverständlich unmöglich. — Manche Zellen von *Tulipa* weisen Kombinationen von ring- und schraubenförmigen Verdickungen auf.

Bei den Bank- und *Griff-* oder *einfachen Sternzellen* und bei den U förmig verdikten Zellen ist aktive Faserschrumpfung in solchen Fällen unbedingt notwendig, in welchen einerseits durch Hygroskopie starke Verkürzung *aller* Zellaxen eintritt und anderseits die Polmembran der Zellen *keine sehr grosse* Ausdehnung im nassen Zustande aufweist. — Das Eingehen auf diese Systeme fällt jedoch bei Behandlung von *Tulipa* ausser Betracht.

Diese sämtlichen Erwägungen führen zu folgendem *Schluss: Ohne* Faserschrumpfung ist die hygroskopische Verkleinerung der Doppelsternzellen mathematisch entweder gar nicht oder nur in einer Richtung bei gleichzeitiger Verlängerung in der andern, und der Schrauben- und Ringzellen ebenfalls nur in einer Richtung möglich, während sie bei Bank-, Griff- und Uförmig verdickten Zellen ohne sehr grosse Polmembran nicht allseitig in erheblichem Maße stattfinden kann. *Für sehr viele Fälle zwingt demnach die mathemathische Ueberlegung zur Annahme der aktiven Faserschrumpfung.*

b) Mikroskopischer Beweis.

Dass die isolierten Fasern hygroskopisch schrumpfen, kann nun tatsächlich auch *mikroskopisch nachgewiesen* werden unter

[1]) In der Literatur oft *Spiralzellen* genannt.

Benützung des Ocularmikrometers. Versuche mit „isolierten" Fasern sind angezeigt, damit ein Zweifel, die Kontraktion möchte auf Rechnung der dünnen Membran zu schreiben sein, gar nicht aufkommen kann. Man erhält geeignete Objekte zufällig beim Zerdrücken trockener Antherenstücke. Die Fasern werden beim Losreissen der Membranen oder durch starken Druck zerbrochen. Sie müssen indessen zur Messung genügend gross sein und dürfen wenigstens nicht auf der *ganzen* Länge und nicht an *beiden* Enden am Objektträger kleben. Ich habe nach Auffindung passender Fasern gewöhnlich das Objektiv am Revolver weggedreht, dann einen Wassertropfen zugesetzt, diesen mit Filtrierpapier zum grösseren Teil wieder abgesogen und nachher das Objektiv wieder eingestellt. Die Absaugung des Wassertropfens ist notwendig wegen des äusserst kleinen Objektivabstandes bei sehr scharfen Objektiven.[1]) Oft habe ich nach Wegdrehen des Objektivs und Verdeckung der Linse zur Verhinderung des Beschlages den Objektträger angehaucht; die sich am kalten Glase ansetzenden Wassertröpfchen genügen und sind nicht zu gross. Man hat aber auch beim Messen selbst verschiedene *Fehlerquellen* zu vermeiden. Die Bruchstücke der Fasern sind selten auf allen Seiten ganz frei von Unreinigkeit oder von solchen Anhängseln, die beim Messen das Resultat fälschen, weil sie sich in der Kontraktion anders verhalten, als die Fasern selbst. Oft sind diese Unreinigkeiten nicht erkennbar in schwächeren Objektiven, die man nur zum Aufsuchen der Fasern verwenden kann. Sehr oft unterscheiden sie sich erst nach der Benetzung von der eigentlichen Faser. Ferner können sich Fehler im Resultate durch verschiedenes Einstellen des Mikroskopes ergeben, ebenso dadurch, dass man den Rand der trockenen und der nassen Faser nicht an der gleichen Stelle fasst; das Erfassen des wirklichen Randes ist oft sehr schwierig. Weiterhin können sich Fehler aus dem Umstande ergeben, dass die trockene Faser bei Wasserzusatz ihre Lage ändert, indem sie sich von der Seite auf den Rücken legt, oder indem ein Bogen sich etwas steiler stellt. Ich habe meistens die Fasern in nassem Zustande gemessen, und dann das

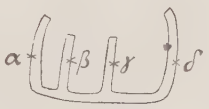
[1]) Ich benützte für vorliegende Messungen fast ausschliesslich *Objektiv* V 1/2 *Fluorit* von *Seibert, Wetzlar,* und *sein* Ocular 3 mit Mikrometer. Diese Zusammenstellung ergibt 800fache Vergrösserung und ist von ausgezeichneter Vollkommenheit. Der Mikrometerwert beträgt nur 1,23 μ.

Objekt nicht mehr aus dem Auge verloren bis nach dem Schwinden des Wassers, und darauf die Trockenmaße genommen; auf diese Weise ist man am sichersten gegen einen Wechsel der Ansatzpunkte beim Messen geschützt. Weil die ungefärbten Fasern im Wasser manchmal fast unsichtbar werden und ihre Umrisse schwer zu erkennen sind, setzte ich dem Wasser zuweilen eine Spur Safranin zu, um die Fasern leicht rot zu färben, oder färbte zum vorneherein den Schnitt ganz leicht, wodurch jedenfalls das mechanische Verhalten der Fasern unverändert blieb. Die Resultate können auch dadurch bedeutend differieren, dass einige der gemessenen Fasern ganz frei, andere an diesem oder jenem Ende auf ungleich weite Strecken angeklebt sind, dass sie ungleich dick, oder wegen ungleicher chemischer oder anatomischer Constitution nicht in gleichem Grade imbibitionsfähig sind. Für grössere Maßstäbe wären Fehler aus derartigen Ursachen nicht immer von Bedeutung; wo aber die Differenzen nur in wenigen μ oder in Bruchteilen davon bestehen, können sie nicht ohne wesentlichen Schaden vernachlässigt werden. Die Fehlerquellen, die vom Beobachter abhängen, habe ich nach Möglichkeit vermieden. Es gibt aber ausserdem, wie soeben angedeutet, auch Differenzierungsursachen, die im Objekte selbst liegen und der Kontrolle sich teilweise ganz entziehen, so dass die Messresultate sich nicht zur Aufstellung eingehenderer Regeln gebrauchen lassen. Sie liefern jedoch das *Wesentliche,* nämlich den *direkten Beweis,* dass die Fasern selbst hygroskopisch sind und dass sie sich beim Vertrocknen bedeutend krümmen, also innen und aussen sich nicht gleichmässig verkürzen. Die mehreren der folgenden Messungen beigegebenen Figuren bezeichnen die Formen der Objekte in schematischer Weise.

a) Fasern in Wasser (hiezu Fig. 5);

Abstände; $\beta - \delta = 49{,}200\ \mu$ [1])
$\alpha - \delta = 60{,}270$
$\gamma - \delta = 27{,}060$

Fig. 5.

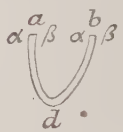


[1]) Die *mehrfachen Decimalen* rühren von Umrechnung der Mikrometerteile in Mikron her. Ich schätzte am Ocularmikrometer regelmässig die erste Decimale, zuweilen auch die zweite ab. *Jedes Mass wurde mehrmals genommen;* bei den Objekten in Wasser ist darauf zu achten, dass man das Mass erst kurz vor dem Verschwinden des Wassers nimmt, weil das Objekt seine Lage nachher

Nach der Vertrocknung:		Resultat;			
$\beta - \delta$	= 45,510	$\beta - \delta$	verkürzt um	3,690	μ
$\alpha - \delta$	= 55,719	$\alpha - \delta$	„ „	4,551	
$\gamma - \delta$	= 25,092	$\gamma - \delta$	„ „	1,968	

b) Fasern in Wasser (hiezu Fig. 6.).

Fig. 6.



Abstände: a α — b β = 13,776 μ
a β — b α = 9,840
a α — b α = 12,054
a α — d = 26,445

Nach der Vertrocknung:

a α — b β = 13,284
a β — b α = 8,364
a α — b α = 11,070
a α — d = 25,830

Verkürzungen der Strecken:

a α — b β um 0,492 μ
a β — b α 1,476
a α — b α 0,984
a α — d 0,615

Aus diesen Messungen ergibt sich rein objektiv eine weitere sehr interessante Erscheinung, nämlich die Tatsache, dass die Fasern beim Vertrocknen dicker werden, was mit einiger Längsverkürzung in notwendigem Zusammenhang stehen wird und micellaren Bau von bestimmter Gestalt voraussetzen dürfte.

In Wasser:	Faser a	dick	2,214 μ	aus	12,054— 9,840
	„ b	„	1,722	„	13,776—12,054
	Beide Fasern	„	3,936	„	13,776— 9,840
Trocken:	Faser a	„	2,706,	also dicker um	0,492 μ
	„ b	„	2,214,	„ „ „	0,492
	Beide Fasern	„	4,920,	„ „ „	0,984

Die Fasern wurden nicht direkt gemessen. Auf die Herausstellung ihres Masses wurde ich erst aufmerksam, als ich mehrere Wochen nach der Vornahme des Versuches die verschiedenen Masse miteinander verglich und auf ihre Verhältnisse zu einander

nicht mehr ändert. Eine Veränderung der Lage kann das ganze Messresultat unbrauchbar machen.

prüfte. Die vollkommene Uebereinstimmung der Resultate für die Faserndicke bei jeder Rechnungsart im Zustande der Quellung wie der Schrumpfung bürgt wenigstens für die Gleichmässigkeit in der Ansetzung des Mikrometers an die Faserränder. Dass *beide Fasern* bei der Vertrocknung eine Veränderung erlitten haben, ergibt sich aus der Verdickung beider Fasern. Und dass *trotz dieser Verdickung* der Abstand vom Aussenrand der einen zum Aussenrand der andern Faser geringer geworden ist, beweist, dass sich eine Faser zur andern hin, oder dass sich beide gegen einander gekrümmt haben.

c) An beiden Enden abgebrochene Faser, ohne jeden Membranrest. Bogensehne von Aussenrand zu Aussenrand der Faser gemessen:

In Wasser	47,8 μ
Trocken	45,8
Trocken kürzer um	2,0 μ

d) Faserbogen ohne Membran: gemessen die Vertikale vom Innenrand der Faser an der Stelle der stärksten Krümmung zur Sehne:[1])

In Wasser	8,856 μ
Trocken	9,840
Trocken länger	0,984 μ

Die Faser hat sich also stärker gekrümmt.

e) Faserbogen, eine kurze Strecke weit dünne Membran an derselben. Die Bogensehne gemessen von aussen nach aussen:

In Wasser	38,765 μ
Trocken	34,440
Trocken kürzer um	4,325 μ = 12,5 %

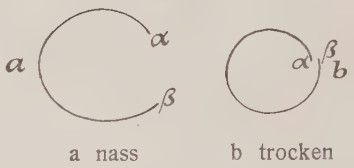
f) Faserring, wovon ein kleines Stück herausgebrochen war, ohne dünne Membran. Abstand der Faserenden α und β von einander gemessen (vergl. Fig. 7 a):

In Wasser Abstand $\alpha - \beta$	14,76 μ
Trocken „ $\alpha - \beta$	11,07
Trocken $\alpha - \beta$ kürzer um	3,69 μ = 25 %

[1]) Die *Sehne* wird von jenem Ocular-Mikrometerstrich gebildet, an welchen man mit möglichster Exaktheit die beiden Enden des Faserbogens anlegt (mittelst Feinbewegung des Objekttisches).

g) Anderer Bogen, Abstand der Enden α und β (Fig. 7) in Wasser 29,5 μ; trocken bog sich die Faser (a) ganz zusammen, so dass die Enden ganz wenig übereinander zu liegen kamen (b) in einem Abstand von etwa 3 μ, wie die schematische Zeichnung zeigt.

Fig. 7.



a nass b trocken

h) Grosser Faserbogen, ohne Membran. Wieder der Abstand zwischen den beiden Enden gemessen:

In Wasser a — b 97,76 μ
Trocken a — b 87,98 μ

Trocken kürzer um 9,78 μ oder etwa 10 %

i) Faserstück gebogen, ohne dünne Membran; gemessen Vertikale von der Sehne zum Bogen:

In Wasser 8,00 μ
Trocken 9,84

Trocken höher um 1,84 μ, also Faser stärker gekrümmt.

k) Gebogenes Faserstück, ohne Membran.

Trocken Sehne lang 34,686 μ
In Wasser Sehne lang 37,146
In Wasser Sehne länger um 2,460 μ
Wieder trocken Sehne lang 34,832
In Wasser Sehne länger 2,314

Die Differenz ist diesmal etwas geringer, wohl darum, weil die Austrocknung noch weniger vollständig war.

l) Reste eines Fasersystems, ohne dünne Membran (Fig. 8).

Abstände: In Wasser a — b 27,5 μ
α — β 22,5

Fig. 8.

Beide Fasern dick 5,0 μ
Trocken a — b 29,52 μ
a β 23,32
Beide Fasern dick 6,20 μ

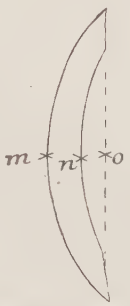
Die Fasern haben trocken einen weiteren Abstand, aussen um 2,02 μ, innen um 0,82; sie haben sich also auseinander bewegt an den Enden und sind zusammen zugleich um 1,2 μ dicker geworden.

m) Ganz schwach gebogene Faser, ohne Membran.

In Wasser Sehne a — b lang 12,22 μ
Trocken Sehne lang 9,77
Trocken Sehne kürzer um 2,45 μ = 20 %

n) Faserbogen ohne Membran; Vertikale an der stärksten Krümmung vom Aussen- und Innenrand der Faser auf die Sehne gemessen.

Fig. 9.



Trocken m — o = 4,92 μ
n — o = 1,84
Faser dick = 3,08 μ
In Wasser m — o = 3,69
n — o = 1,23
Faser dick = 2,46

Es ist also *in Wasser* die Krümmung schwächer und die *Faser dünner* geworden.

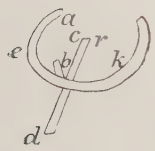
o) Gerades Faserstück, ohne Membran.

In Wasser Faser dick: Bei tiefer Einstellung 2,829 μ
„ hoher „ 1,23 μ
Trocken Faser dick: Bei tiefer Einstellung 3,444 μ
„ hoher „ 1,845 μ

Also Faser trocken bei tiefer *und* hoher Einstellung *dicker* um 0,915 μ. Ich gestatte mir, darauf aufmerksam zu machen, das ich sämtliche Zahlen genau so gebe, wie ich sie beim Messen und bei der nachherigen Umrechnung in μ erhielt und *keine einzige Zahl veränderte*. Die Uebereinstimmung der Resultate ist somit rein objektiv.

p) Rest eines Fasersystems, ganz ohne dünne Membran. Erklärung durch die Zeichnung (Fig. 10).

Fig. 10.



Abstände: In Wasser a — c 13,776 μ
r — k 11,070
d — a 36,900
Vertikale von der Sehne ba auf tg e 7,011
Trocken a — c 10,947
r — k 8,626
d — a 33,210
Vertikale ba auf tg e 8,487

Resultat: Abstand a — c trocken kürzer um 2,829 μ
r — k „ „ „ 2,444
d — a „ „ „ 3,690
Vertikale ba auf tg e länger um 1,476

Hier ist zu beachten, dass die Ansatzstellen a, c, d und e *verschieden hoch* lagen. Die Ergebnisse stimmen jedoch in ihrer Richtung mit denjenigen der anderen Versuche vollständig überein.

q) *Zelle mit Ring- und Schraubenverdickung:* sie haftete noch an der Epidermis, während die benachbarten Faserzellen weggerissen waren, so dass die Kontraktionen ungehindert vor sich gehen konnten.

In Wasser breit im maximum 24,44 μ (Ring)
„ seitwärts davon 21,38
lang 91,60

Beim Schwinden des Wassers erfolgte eine gut sichtbare Kohäsionskontraktion, welche aber unter Zuckung wieder rückgängig wurde. Die nachherige Messung konstatierte eine sehr bedeutende hygroskopische Schrumpfung.

Trocken: breit im maximum 18,33 μ (Ring)
„ seitwärts, wie oben, 13,44
lang 56,20

Also Verkürzungen in der Breite um 25 % und 37,1 %, in der Länge um 38,6 %. *Die Verkürzung der Fasern ist die notwendige Bedingung für die allseitig so starke, hygroskopische Verkleinerung dieser Zellart.* Die Zelle wies keine Torsion auf.

r) *Aehnliche Zelle*, wie vorige, und am gleichen Stücke: beim Vertrocknen nicht tordierend. In Wasser breit 30,55 μ; trocken breit 18,33 μ, d. h. 40 % weniger.

s) *Schraubenzelle*, nicht tordierend: nass breit 80,6 μ, trocken 54,4 μ.

t) *Zwei Doppelgriffzellen*, am gegenteiligen Pol miteinander verwachsen. Ich mass die Verkürzung der Polaxen beider zusammen, was in der Klappe der Richtung einer Vertikalen von der Tapete auf die Epidermis entspricht und bei der Bestimmung der Längen- und Breitenverkürzung der Antheren nicht mitgemessen wird. Auch an Querschnitten

ist diese Grösse selten genau messbar, weil von einer Seite die Epidermis, von der andern die Tapetenreste stören. Die zwei hier beobachteten Zellen sind von allen störenden Elementen vollständig isoliert und schwimmen im Wasser umher. Beide Polaxen zusammen: nass lang 93,5 μ, trocken 72,1 μ; Verkürzung um 22,8 %.

u) Polaxe einer isolierten Doppelgriffzelle gemessen: nass 55 μ, trocken 38,5 μ; verkürzt um 30 %.

Für die Fälle unter q bis u ist zu wiederholen, dass die betreffenden Resultate ohne Faserverkürzung nicht möglich gewesen wären.

Aus den Ergebnissen der vorstehenden Versuche resultieren folgende *drei Tatsachen:*

1. *Gebogene Fasern krümmen sich noch stärker beim Vertrocknen; ihre Innenseite schrumpft somit am stärksten.*
2. *Die Fasern werden messbar dicker beim Vertrocknen.*
3. *Manche Fasern verkürzen sich erheblich beim Vertrocknen, wenigstens streckenweise.*

Die Krümmungsbewegung isolierter Fasern konnte ich in manchen Fällen auch ohne Messung mit dem Auge verfolgen, obwohl nur bei Vorhandensein markierender Punkte. Diese Bewegung ist ganz energisch und tritt öfter, wie bei den Querschnitten, erst einen Augenblick nach dem Verschwinden des Wassers ein.

Obige *erste* und (wahrscheinlich auch) *dritte* Tatsache wird *bestätigt* durch das beobachtete Verhalten der Fasersysteme in conc. Schwefelsäure (Seite 21), die *dritte* ferner durch die auf Seite 55 f. ausgeführten mathematischen Beweise.

Die Fasern sind demnach typisch hygroskopisch.

B. Die dünne Membran.

Da man in den letzten Jahren allgemein den Sitz der aktiven Schrumpfungsbewegung ausschliesslich in die Membran verlegte und die Fasern als gewaltsam eingekrümmte und elastisch gespannte „Widerstände" auffasste, so liegt der Gedanke nahe, dass aus dieser irrtümlichen Voraussetzung auch bezüglich des Verhaltens der Membran selbst unrichtige Konsequenzen gezogen wurden. Für die Hygroskopisten[1]) waren die Konsequenzen not-

[1]) Dieser Ausdruck möge der Kürze halber gestattet werden.

wendig folgende: die dünne Membran verkürzt sich allein beim Vertrocknen; sie ist so fest, dass sie, ohne zu reissen, die starken Fasern sehr stark zu krümmen vermag; die trockene Membran wird von den widerstrebenden Fasern *straff und faltenlos gespannt gehalten (Schwendener* 24, p. 3). *Colling* (p. 17), *Brodtmann* (p. 41) und *Schwendener* stimmen zwar bezüglich dieses letzten Punktes, der offenbar auch Ausnahmen erleiden würde infolge verschiedenster Zellkonstruktionen, nicht überein, doch betrifft der Widerspruch nicht das Prinzip, sondern Folgerungen aus Nebenumständen. *Brodtmann* gibt nämlich *Faltenbildung* zu, betont aber dem Kohäsionisten[1]) *Steinbrinck* gegenüber, sie sei „zweifellos durch Gewebespannungen veranlasst, welche eben durch den nicht absolut gleichen und symmetrischen Bau der einzelnen Zellen und Zellschichten bedingt sind" (p. 41). *Colling* (p. 17 und 18) stimmt ihm bei und gibt noch einen besonderen Grund an für die faserfreie Polmenbran der Griff- und Bankzellen. *Schwendener* (24, p. 3) dagegen sagt von den Zellhäuten entschieden: „Sie bleiben aber nach wie vor (der Kontraktion) straff gespannt, ohne jemals Falten zu bilden."

Steinbrinck, der vielfach von Faltungen der Faserzellen berichtet (26, p. 33—35; 32, p. 103), schrieb sie in der ersten Periode seiner Anschauungen dem Umstande zu, dass diese Aussenwände passiv sind und die „aktive Rolle den queren Seitenwänden" zukommt (26, p. 38); ebenso *Schrodt* (18, p. 39). Seit dem Wechsel seiner Ueberzeugung bezeichnet er die *Kohäsionskontraktion* als Ursache der Faltungen (44, p. 725 etc. etc.).

Schinz (p. 29) bemerkt; „Beim Oeffnen der Anthere nähern sich die Enden der gegenüberstehenden, leistenförmigen Verdickungen gegenseitig unter *Faltenbildung* der äussern — Membran; von einer aktiven Betätigung dieser kann also keine Rede sein." *Schinz* schreibt die aktive Bewegung den Verdickungsleisten zu und zwar gerade deshalb, *weil* er die faserfreie Aussenwand gefaltet fand. Diese indirekte Begründung der Fasernaktivität, deren Wirklichkeit durch unsere Beweise im vorigen Abschnitte ausser Zweifel gestellt ist, entbehrte freilich der Beweiskraft, da ja noch besonders die später von *Schrodt* und *Steinbrinck* erörterten Annahmen auf eine andere Lösung hinwiesen; sie ist aber

[1]) Dieser Ausdruck möge der Kürze halber gestattet werden.

deshalb von nicht geringem Interesse, weil sie beweist, dass die Faltenbildung für *Schinz* ganz sichere Tatsache war, während *Schwendener* stets nur straff gespannte Wände sah und darum sowohl die Kohäsionswirkung wie die aktive Faserbewegung ablehnte.

Diesen Widersprüchen gegenüber ist vor allem festzustellen, ob die dünne Membran überhaupt aktiv schrumpft. *Schwendener* nahm dieses in seiner Arbeit „Ueber den Oeffnungsmechanismus der Antheren" nach den vergeblichen Versuchen über hygroskopische Bewegung der Fasern ohne weiteres an. Nach den Beweisen für die wirkliche, eigene Aktivität der Fasersysteme ist diese Annahme jedoch nicht mehr selbstverständlich. Würde sich nun *Schwendeners* Angabe über die stete Straffspannung der dünnen Membranen *bestätigen,* so läge schon darin ein tatsächlicher Beweis dafür, dass auch die dünnen Membranen beim Vertrocknen schrumpfen; denn wenn die dünnen Membranen im trockenen Zustande die gleiche Ausdehnung hätten, wie im nassen, obwohl die Zwischenräume zwischen den Fasern beim Trocknen kleiner werden, so müssten jene der Raumverkürzung entsprechende Falten bilden. Da jedoch die Mehrzahl der Autoren vom Vorhandensein der Falten spricht, so muss die Untersuchung zur Lösung der Frage sich direkt der einzelnen Membran zuwenden.

Abgerissene Membranstücke kleben oft fest am Objektträger, noch viel eher als die Fasern, weil die Membranen mit einer relativ und absolut weit grösseren Fläche das Glas berühren. Es bedarf deshalb besonders günstiger Umstände, um bei ihnen mit den Versuchen Erfolg zu haben. Ich konnte indes bei zufällig halbrinnenförmig gerollten Stücken beim Vertrocknen auch ohne Messung eine Schrumpfungsbewegung mit dem Auge verfolgen, was bei glatt ausgebreiteten Stücken nicht der Fall war. Ich erhielt ferner folgende Resultate beim Messen nicht gerollter Stücke:

a) Membranstück in Wasser lang 38,5 μ
„ „ „ breit 33,2
„ trocken lang 36 μ
„ „ breit 32,5
Differenzen 2,5 und 0,7 μ.

b) Anderes Stück lang in Wasser 32 μ, trocken 30,2 μ. Differenz 1,8 μ = 5,6 %.

c) Anderes Stück nass 43 μ, trocken 41,1; Differenz 1,9 μ = 4,4 %.

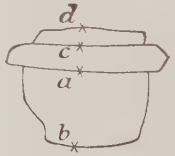
d) Membranstück, das in der Mitte von einem Faserstück durchzogen war.
Vertikal zur Faserrichtung, in Wasser 95,3 μ
trocken 84,1
Differenz 11,2 μ = 11,7 %.

Ich wiederholte den Versuch mit diesem Stücke sechsmal; es schwamm jeweilen im Wasser; das Ergebnis blieb sich stets wesentlich gleich.

e) Ein Faserstück mit ungleich grossem Membranrest rechts und links. Zur Erklärung dient Fig. 11.

I. Trocken breit	a — b	7,13 μ
	c — b	11,07
	d — b	13,53
Faser dick	c — a	3,94
II. In Wasser	a — b	9,84
	d — b	15,99
Faser dick	c — a	3,69
	d — c	2,46
III. Wieder trocken	a — b	8,61
	c — b	12,73
	d — b	14,944
Faser dick	c — a	4,18 (sicherer 4,12)
	d — c	2,214

Fig. 11



Ergebnisse: Trocken ist kürzer die Strecke
a — b um 2,71 μ und 1,23 μ = 27,5 % und 12,5 %
c — d „ 0,246 μ = 10 %
d — b „ 2,46 μ und 1,046 μ = 15,3 % und 6,8 %
Trocken dicker c — a um 0,25 μ und 0,49 μ (0,43).

Also auch bei diesen Versuchen hat *die Faser beim Vertrocknen sich verdickt.* — Die gegenseitige Addition und Subtraktion der einzelnen Maße unter den Nummern II und III gestatten eine sichere Kontrolle über die Genauigkeit der einzelnen Messungen, die ich am 5. Februar 1906 vornahm, ohne an eine Kontrolle zu denken. Die Umrechnung in μ und die Kontrolle erfolgten erst im September.

a b + a c + c d muss = b d sein.

II. 9,84 + 3,69 + 2,46 = 15,99; stimmt genau.

III. 8,61 + 4,18 + 2,214 = 15,004; zu viel 0,06 μ.

Ferner: b d — (c d + a b) muss = c a sein, welches die Faserdicke ist.

II. 15,99 — (2,46 + 9,84) = 3,69; stimmt genau.

III. 14,944 — (2,214 + 8,61) = 4,12; zu wenig 0,06 μ.

Ferner: c b — a b muss ebenfalls gleich c a sein.

III. 12,73 — 8,61 = 4,12; zu wenig 0,06 μ.

Der stärkste Fehler ist somit 0,06 μ, ein für sich allein unmessbarer Betrag. Der Mikrometerteil betrug bei dem für obige Messungen angewandten System[1]) 1,23 μ; 0,06 μ ist somit $^1/_{20}$ eines Mikrometerteils.

Die schwächere Membrankontraktion beim zweiten Trockenzustand gegenüber dem ersten kann daher rühren, dass die Austrocknung des längeren Zeitraumes wegen vor der Benetzung weit intensiver war. Das gegensätzliche Verhalten der Faser ist freilich damit nicht erklärt. Möglicherweise hatte sich die Faser beim Anfeuchten und wieder beim Schrumpfen etwas gedreht und dadurch einen überhaupt etwas grösseren Durchmesser dem Auge zugekehrt. Das fehlerhafte Zuviel von 0,06 μ ist wahrscheinlich von der Faserdicke (4,18 μ) abzuziehen.

f) Eine faserfreie Membran von 18 μ Breite rollte sich an einem Ende beim Vertrocknen stets zusammen und dehnte sich beim Befeuchten wieder aus; das andere Ende verkürzte und dehnte sich ohne Krümmung. Die etwa achtmalige Wiederholung dieses Versuches blieb sich bezüglich dieses Resultates immer gleich.

g) Membran lang in Wasser 101,4 μ
trocken 89,2
Differenz 12,2 μ = 12 %.

h) Membran an einer Faser.
Membran quer zur Faser breit in Wasser 3,4 μ
trocken 3
Differenz 0,4 μ = 11,7 %.

Seibert; siehe pag. 58 Anm.

i) Umgebogene Membran an einer Faser. Der Teil in der Luft misst quer zur Faser in Wasser 15,275 μ
trocken 12,220
Differenz 3,055 μ = 20 %.

k) Membran, am Objektträger aufliegend, misst quer zur Faser
in Wasser 9,963 μ
trocken 8,610
Differenz 1,353 μ = 13,5 %,

Diese Beispiele beweisen, dass auch die dünnen Membranen beim Vertrocknen sich aktiv verkürzen, speziell quer zu den Fasern. Ihre Verkürzung parallel zu den Fasern bietet weniger Interesse, da ihre mechanische Wirkung längs der Fasern sich nicht selbständig geltend machen kann, weil die Fasern um vieles stärker sind. Weil sich aber die Fasern verkürzen und die Membranen sich dabei nicht fälteln quer zu den Fasern, so ist dadurch bewiesen, dass auch die Membranen sich verkürzen in der Faserrichtung.

Der letztere Satz berührt den *Spannungszustand der dünnen Membranen in trockenen Antheren.* Ueber die Befunde und Ansichten der Autoren hierüber wurde im Eingang zu dieser Nummer berichtet. Die Aufstellungen *Steinbrincks* werden im folgenden Abschnitt berücksichtigt. Hier behandle ich nach meinen Befunden die Frage: Wie verhält sich der Spannungszustand der Membranen in ganzen und in zerrissenen, trockenen Zellen? Um äussere Druckwirkungen auszuschliessen, müssen zur Prüfung solche Zellen gewählt werden, welche höchstens an einer Seite mit anderen Zellen verbunden sind. Bei ganzen Zellen hat man besonders die Aequatorialregion zu untersuchen, weil dort die Membranfelder am breitesten sind. Ebenso eignen sich von den zerschnittenen Zellen am besten solche zur Untersuchung, welche ungefähr am Aequator durchschnitten sind und deren Aequatorfläche horizontal liegt, also die Gesichtslinie vertikal schneidet. Unter solchen Bedingungen können die Falten, auf welche es hier ankommt, dem Auge bei genügender Vergrösserung nicht entgehen. Ueber meine Beobachtungen an ganzen, trockenen Zellen geben die folgenden fünf Zeichnungen (*Fig. 12)* Aufschluss. Diese Zeichnungen wurden mit möglichst grosser Genauigkeit mit dem *Prisma* hergestellt und zwar unter Benützung eines sehr

scharfen Trockenobjektivs[1]) und der schwächsten Oculare, um einerseits jeden Druck auf das Objekt zu vermeiden und anderseits genügende Helligkeit zu haben. Die dünnen Membranen waren also teils straff gespannt, teils mehr oder weniger, nirgends sehr stark, eingebuchtet. Die Faseranastomosen konnte ich bei

Fig. 12

diesen Objekten wegen Mangel an Helligkeit in den Polpartien nicht zeichnen; die Zellen waren dunkel, weil trocken. — Bei durchschnitttenen Zellen war das Resultat ganz gleich; nirgends starke Einbuchtungen, wohl aber geringe. Ferner ist zu betonen gegenüber dem *Steinbrinck*'schen Ausdruck (44, p. 671—673, etc.): „zerknittert, Zerknitterung der Membranen", dass bei *Tulipa* (von *Steinbrinck* 40, p. 555 Anm. 1 angeführt neben Digitalis und Fritillaria) zwischen je zwei Fasern immer nur *eine einfache* Falte vorkommt, wo überhaupt eine solche vorhanden ist, nie mehrfache „Fältelung", weder in ganzen noch in durchschnittenen Zellen, welche frei sind von äusserem Druck und normal vertrocknen nach vorheriger Erfüllung mit Wasser. Für solche Fälle, und diese sind für unsere Frage vorausgesetzt, ist der Ausdruck *„Zerknitterung der Radialwände" (Steinbrinck* 40, p. 554) vollständig unrichtig, denn der dadurch bezeichnete Zustand der dünnen Membranen ist *nicht vorhanden,* sondern bloss eine leichte, einfache Einbuchtung derselben.

Diese Einbuchtungen beweisen nun selbstverständlich nicht, dass die betreffenden Membranen gar nicht schrumpfen, sondern dass sie nicht genügend schrumpfen, um eine Straffspannung herbeizuführen, oder auch dass die Fasern ungleich convergieren, weshalb die Membran in einem Feld eingebuchtet wird und im Nachbarfeld straff bleibt.

[1]) *Seibert* Fluoritsystem, 3,2 mm Brennweite. In *Figur 12* sind a, b, c und d 193 mal, e 235 mal vergrössert.

Falls *bei Griff- und Bankzellen anderer Antheren* sich die gleichen Schrumpfungsverhältnisse vorfinden wie bei den Zellen der *Tulipa,* so muss bei ihnen der Effekt der eintretenden Faserkrümmung den grössten Betrag *diagonal von Faserspitze zu Faserspitze*[1]) erreichen, weil diese sich einander bedeutend nähern, was eine unter Umständen starke Faltung der *Polmembran* zur Folge haben kann.

Weil *die bis jetzt besprochenen Faltungen* auf der hygroskopischen Krümmung der Fasern beruhen, kann man sie *hygroskopische Faltungen* nennen. Es können aber im Gewebe auch Faltungen vorkommen, welche ihre Ursache ganz ausserhalb der Zelle haben. Es sind nicht alle Zellen gleich stark; die ungleiche Faserdicke und Faserzahl beweist es. Es ist also der Fall denkbar, dass da und dort eine Zelle weniger schrumpft als die sie umgebenden Zellen. Bei der Krümmung üben letztere demnach einen Druck auf die dazwischen liegenden, trägeren Zellen aus, der ohne Schwierigkeit so stark sein kann, dass die *gepressten Zellen passive Faltung der dünnen Membranen* erleiden.

C. Die Membranfalten und die elastische Entfaltung nach Steinbrinck.

Seitdem *Steinbrinck* auf entscheidende Gründe hin, wie er glaubte, seiner früheren Anschauung über hygroskopische Antherenöffnung entsagt und Oeffnung durch Kohäsionswirkung angenommen hatte, ist er beharrlich darauf bedacht gewesen, die neue Theorie von Widersprüchen zu befreien und durch kräftigste Gründe zu stützen. Einer der für seine Gegner ausschlaggebendsten Widersprüche gegen Kohäsion war das Fehlen des Schnellens bei der Kohäsionsauslösung. Das war auch *Steinbrinck* selbst aufgefallen, aber die entdeckten Membranfalten sollten den Widerspruch lösen. *Steinbrinck* erklärte sich die Membranfalten wie folgt: 1. Der Kohäsionszug faltet die Membranen nach innen, das Schnellen fehlt, folglich müssen die Falten beim Wasserverlust bleiben. 2. Das Schnellen fehlt deshalb, weil die der Einkrümmung widerstrebenden Fasern bei der Kohäsionsauslösung bereits trockenstarr geworden sind, die Elastizität verloren

[1]) Siehe Tafel Fig. a, von α bis γ u. s. w.

haben und darum eingekrümmt bleiben, so dass das Zurückschnellen unmöglich ist und die Membranfalten erhalten bleiben. 3. Bei erneutem Wasserzusatz werden die Fasern wieder elastisch, gehen darum wieder in die Normalstellung zurück und spannen dadurch die Membranen aufs neue. Diesen letzteren Vorgang nennt er *„elastische Entfaltung"* oder *„elastische Schwellung"*, auf die er sich an vielen Stellen seiner Veröffentlichungen bezieht. *(Steinbrinck* 32, p. 101 etc.; 33, p. 175; 34, p. 327; 35, p. 51; 36, p. 220; 43, p. 476; 44, p. 676 etc.)

Es bedarf nach all den vorhergehenden Kapiteln nicht mehr vieler Worte, um zu zeigen, dass der *Ansicht Steinbrincks* über die Ursachen der definitiven Membranfalten, über die „Zerknitterung der Membranen" und über die „elastische Entfaltung" überhaupt *das Fundament fehlt*, wenigstens bei *Tulipa*. Fassen wir nur kurz *die Gründe* zusammen: 1. Es ist direkt bewiesen worden, dass zwar Kohäsion vorkommt, dass aber ihre Wirkung für die Kontraktion durch die anatomischen Verhältnisse der Klappe sehr gehemmt ist und keinen beträchtlichen Erfolg erzielt. 2. Das tatsächliche Schnellen und die Messungen an isolierten Zellen und an Querschnitten beweisen, dass im Momente der Kohäsionsauslösung die Elastizität der Zellteile vollkommen funktioniert und die Kohäsionsfalten sofort wieder ausglättet. 3. Die Tatsache, dass nach dem Auftreten der Blase die hygroskopische Kontraktion noch nicht sofort erfolgt, beweist, dass die Zellwände bei Auslösung der Kohäsion noch nass sind und Trockenstarre ganz unmöglich ist. 4. Die Tatsache, dass der Zug des Füllwassers keine Zelle im Gewebe (und auch die wenigsten isolierten Zellen) so vollständig zusammenziehen kann, dass die Membranen einander derart berühren, dass kein Zellumen mehr erübrigt, beweist, dass beim Auftreten der Blase das Wasser wirklich reissen und noch etwas Wasser im Lumen, nicht bloss in den Membranen, vorhanden sein muss, was sogar den *Beginn* der Vertrocknung, nicht nur die Trockenheit selbst, in diesem Momente ausschliesst. 5. Die Wassersättigung und das Auseinanderschnellen der Zellen beim Reissen des Füllwassers beweisen, dass auch von einem verhärteten Verklebtsein der Membranen (falls sie überhaupt so eng gefaltet würden) in jenem ausschlaggebenden Augenblicke keine Rede sein kann.

Schluss: Es ist also unmöglich, dass infolge der vorausgesetzten Trockenstarre oder Verklebung der Membranen das Schnellen der Zellen bei Auslösung des Kohäsionszuges verhindert wird und deshalb die Kohäsionsfalten bleiben müssen, denn — es sei nochmals wiederholt — erstens kommt das Schnellen sowohl an isolierten wie an im Gewebe sich befindlichen Zellen vor, und zweitens kommt jene Trockenstarre oder Verklebung im entscheidenden Augenblicke nicht vor; Folgerung: die definitiven Falten sind also keine Kohäsionsfalten.

Da *Steinbrinck* in der im September 1906 publizierten, zusammenfassenden Arbeit[1]) in *Brodtmanns* und *Collings* (p. 22) Einwände, von denen der eine mit obiger Erklärung Nr. 4 sich mehr oder weniger deckt, sich nicht einlässt, sondern bloss seine eigenen Ansichten wiederholt und sich besonders wieder auf seine Faltenzeichnungen stützt, so sollen auch diese Faltungen und „Zerknitterungen" in den *Steinbrinck'schen Präparaten* kurz besprochen werden.

Die Falten an normalem Trockenmaterial bei Versuchen nach Wasserfüllung sind den oben angeführten Tatsachen zufolge kein Beweis für definitive Kohäsionswirkung, die eben nicht existiert, sondern für verhältnismässig zu starke oder ungleich gerichtete, hygroskopische Krümmung der Fasern, oder dann für seitlichen Druck bei einzelnen „trägeren" Zellen. Die *Steinbrinck*schen Falten sind aber auch für diese beiden Gründe kein Beweis. Er erhielt sie von Material, das er trocken in der Hand oder nach Behandlung mit Alc. abs. und Xylol etc. mit dem Mikrotom geschnitten hatte. (*Steinbrinck* 40. p. 555, Text und Anmerkung). Dass eine nachher vorliegende, wirkliche „Zerknitterung" der so äusserst dünnen Membranen zwischen den festen Fasern als normaler Zustand betrachtet wird, ist nicht zulässig; noch viel weniger aber ist es statthaft, dass daraus absolute Schlüsse gezogen werden für eine Ansicht — definitive Klappenkrümmung durch Kohäsion —, für die jedes andere kritische Beweismittel versagt.

Steinbrinck widerlegt sich teilweise durch seine eigenen Zeichnungen[1]). Die Zeichnung eines Equisetensporangiums (44,

[1]) *Enthalten* in Nummer 44 des Literaturverzeichnisses. Die Ausführungen auf Seite 51—54 betreffen ebenfalls diese Arbeit, die mir erst nach Abschluss meiner übrigen Untersuchungen in die Hände kam und zwar durch die freundliche Aufmerksamkeit und Güte der Herren Professoren *Ursprung* und *Kathariner*.

p. 724, Fig. 15 d), das normal vertrocknet war und *nicht* geschnitten wurde, also keine nachträglichen Wandverbiegungen durch Druck etc. erlitt, zeigt *keine* Zerknitterung. Steinbrinck bemerkt dazu in einer Anmerkung: „Die Flächenansicht lässt hier die Einfaltung der dünnen Membranpartien, die auf einem *Schnitt eher* hervortreten würde, *nicht* erkennen." Die Sache ist ganz einfach: Der Schnitt kann die *gleiche* Fläche hervorkehren, um die Falten zu zeigen, daran ist nichts zu ändern. *Vor* dem Schneiden sind aber keine Falten zu erkennen, weil keine vorhanden sind an einem Stück, das noch *keine Pressung* erlitt. Das ist eine Bestätigung der Resultate *Ursprungs* (49, p. 82), welcher zwar auch Kohäsionswirkungen konstatierte, aber als Ursache der „starken Krümmung und Kontraktion" ausnahmslos hygroskopisches Schrumpfen fand.

Auf der folgenden Seite erklärt *Steinbrinck:* „In Fig. 16 a sieht man die *Faserzellen* d und die Epidermis e einer Lilienanthere *(Lilium candidum) quer durchschnitten* und zwar noch wassergesättigt, in Fig. 16 b dasselbe nach Wasserabgabe mit deutlicher Fältelung der Aussenwand." Der Wortlaut zeigt hier an, dass diese Zellen nicht trocken, sondern nass geschnitten wurden und zwar scheint dem Bilde zufolge mehr als die Hälfte weggeschnitten zu sein. Die Zellreste waren also gleichsam ganz offene Schüsselchen oder sogar ziemlich flache Tellerchen. Die nach der Vertrocknung sich zeigenden Falten werden als „Kennzeichen der Kohäsionsmechanismen" (44, p. 721) angeführt. Es ist aber vollkommen ausgeschlossen, dass halbe oder noch stärker dezimierte Zellen „bleibende Kohäsionsfalten" bilden können. Die nach dem Vertrocknen vorhandenen Falten in solchen Zellresten können nur hygroskopische Falten sein. *Steinbrincks* Angabe sagt von Fig. 16 b ausserdem irrtümlich: „*dasselbe* nach Wasserabgabe mit deutlicher Fältelung der Aussenwand". Fig. 16 a zeigt drei Faserzellen mit vier Epidermiszellen (Reste); Fig. 16 b aber vier Faserzellen mit vier Epidermiszellen und in der Mitte einen Spaltöffnungsapparat. Das Bild b ist also von einer *ganz anderen* Stelle des gleichen Schnittes oder von einem anderen Schnitte genommen; auch die Faserzahl weist auf eine *Verwechslung* hin. Damit ist jeder Beweis aus dem Vergleiche ganz hinfällig. Auch für die Figuren 9 b und 9 c von *Digitalis purpurea* (p. 672) ist laut Ausweis der Faserverhältnisse eine

Verwechslung vorgekommen. Diese Figuren zeigen ebenfalls nur Zellreste und zwar Tangentialschnitte durch Griffzellen. Beide Tangentialwände sind weggeschnitten bei jeder Zelle, so dass nur schmale Membranbänder mit Faserstümpfen vorhanden sind. Dass die Verfaltung solcher getrockneter Reste nicht auf Kohäsionswirkung zurückzuführen ist, liegt auf der Hand. Ich bemerke jedoch ausdrücklich, dass *Steinbrincks* Objektbeschreibung zu Fig. 9 b und c unter dem Bild und im Text *vielleicht nicht* auf das gleiche Präparat in nassem und getrocknetem Zustande, sondern auf zwei Präparate hinweisen will mit dem Ausdrucke: „c Dasselbe Gewebe geschrumpfelt"; nur fehlt dann schon die Basis für einen zwingenden Beweis in irgendwelcher Richtung.

Auch die anderen Bilder beweisen nichts zu gunsten definitiver Kohäsionsfalten bei Antheren, da erstens die richtigen Vergleiche fehlen und zweitens für definitive Falten andere Gründe berücksichtigt werden müssen.

D. Arten der Membranfalten und Ausglättungen.

Wir sind im Verlaufe der Untersuchungen und Erörterungen dazu gekommen, drei verschiedene Ursachen für natürliche Membranfaltungen in sekundär geöffneten Antheren festzustellen: Faltungen: 1. durch Kohäsionszug, 2. durch Pressungen und 3. durch zu starke Konvergenz der schrumpfenden Fasern. In den ersten zwei Fällen tritt Normalstellung ein durch „elastische Entfaltung", aber nicht im Sinne *Steinbrincks*. *Die durch Kohäsionszug erzwungenen Falten* werden nämlich *sofort* beim Reissen des Wassers durch Zurückspringen der Fasern und der gedehnten Membranen ausgeglättet noch vor Eintritt der hygroskopischen Schrumpfung; sie sind nicht definitiv. *Die durch Pressungen und Einklemmungen bewirkten definitiven Falten* werden rückgängig bei der Befreiung vom Druck, ausgenommen, es sei die Elastizitätsgrenze überschritten worden. *Die dritte Art der Falten aber, welche spezifisch hygroskopische und definitive Falten* sind, werden nicht durch elastische Entfaltung ausgeglättet, denn es fehlt ja ein Zwangszustand in den aktiv geschrumpften Fasern; diese Falten werden einzig ausgeglättet durch die Zurückkrümmung oder Erweiterung der Faserbögen infolge ihrer Quellung durch Aufnahme von Imbibitionswasser.

Steinbrincks sorgfältige *„Einführende Versuche zur Kohäsionsmechanik von Pflanzenzellen“*, im Jahre 1905 durchgeführt an tierischen Blasen (43, p. 465—474), mögen, wie manche andere seiner physikalischen Experimente, an und für sich sehr gut und für andere Zwecke wertvoll sein. Die Lösung des Antherenproblems dagegen konnte durch sie nicht gelingen, weil sie, wie auch ein ganz einseitiger Hygroskopismus, auf *unrichtigen* Voraussetzungen beruhen.

Rekapitulation der wichtigsten Ergebnisse.

I. Anatomie der Tulipa-Anthere.

1. Die Grösse sowohl der Epidermiszellen als der Faserzellen, die Fasersysteme, Richtung und Schichtzahl der Faserzellen, wechseln sehr bedeutend und ohne durchgreifende Regel in der gleichen Anthere. — An die Risslinie grenzt ein faserloses Nahtparenchym.
2. Die Fasersysteme bilden sehr oft *Doppelsternzellen*, sowie schrauben- und ringförmig verdickte Zellen. Tulipa hat hauptsächlich *geschlossene* Fasersysteme.
3. Die Anzahl der Fasern ist in den innern Schichten grösser als in der (der Epidermis anliegenden) äussern Schicht.
4. Die Fasern und dünnen Membranen sind teilweise verholzt; die Fasern sind chemisch keineswegs homogen.

II. Physik des Oeffnungsmechanismus.

5. Die Epidermis verhält sich bei der Zurückkrümmung der Antherenklappen nicht neutral, sondern leistet derselben aktiven Widerstand, den die Faserzellschichten überwinden müssen.
6. Die Tapetenreste haben weder aktive Bewegung noch Widerstandskraft.
7. Kohäsions- und hygroskopische Kontraktionen der *Zellen*[1]) sind in ihren Ursachen und in ihrer Wirkung und für die meisten Fälle auch in ihrer Dauer physikalische Gegensätze.

[1]) Das sei betont wegen der besprochenen Hypothese von *Jost*.

8. Isolierte Schraubenzellen, Griff- und Bankzellen erleiden messbare Kohäsionskontraktion und Zucken bei ihrer Auslösung; ebenso Antherenschnitte, bei denen jedoch oft mehrmaliges Zucken vorkommt.
9. Die Kohäsionskontraktion bewirkt oft gar keine und sonst nur eine sehr geringe Krümmung der Querschnitte von *Tulipa*. Infolge vermehrter Widerstände sind die Verhältnisse für Kohäsionswirkung am wenigsten günstig in ganzen Klappen.
10. Besitzt das Plasma oder der Zellsaft grössere Adhäsions- und Kohäsionskraft als blosses Wasser, so ist die Kohäsionswirkung in erstmals vertrocknenden Antheren grösser als in Antheren, die nach Wasserfüllung vertrocknen.
11. Einen typischen Kohäsionsmechanismus stellt der *Farnannulus* dar zufolge der Zellenanordnung in *einer* Reihe, der vielen, ausgedehnten und in gleichem Sinne einziehbaren Membranflächen, sowie des Fehlens einer widerstrebenden Epidermis.
12. Die *Geringfügigkeit des Zuckens bei Antheren* ist bedingt teils durch die Geringfügigkeit der Kohäsionskontraktion der Zellen im Gewebeverbande, teils durch die Unmöglichkeit des Zusammenwirkens der Kohäsionsauslösung aller Zellen.
13. Die *Tulipa-Anthere* ist ein extremer Typus eines hygroskopischen Mechanismus zufolge ihrer oben unter 1 und 2 erwähnten Bauart, ihrer unter 5 und 9 angedeuteten Verhältnisse für Kohäsionskontraktion und der nun zunächst folgenden Tatsachen.
14. Die Grösse der hygroskopischen Kontraktion bei *Tulpenantheren* beträgt etwa 50 % und ist gegeben im definitiven Zustande trockener Antheren.
15. Die *Verdickungsfasern* sind hygroskopisch, die innere Seite der Faserbögen stärker als die äussere; die Fasern werden dicker beim Vertrocknen.
16. Die dünnen Membranen sind ebenfalls hygroskopisch.
17. Ohne *Faserschrumpfung* ist die hygroskopische Verkleinerung der Doppelsternzellen entweder gar nicht oder[1]) nur parallel dem Aequator, der Schrauben- und Ringzellen ebenfalls nur in *einer* Richtung, der Griff- und Bankzellen mit

[1]) Dieser Zusatz, wie die dazu gehörige Folgerung auf Seite 56, wurde veranlasst durch Bemerkungen des Herrn Professor *Ursprung*.

wenig ausgedehnter Polmembran nur in sehr geringem Maße möglich.

18. Die dünnen Membranen sind nach der sekundären Oeffnung der *Tulpenanthere* (d. h. nach Vertrocknung aus wassererfülltem Zustand) teils nur wenig eingebuchtet, teils straff gespannt; eine „Zerknitterung der Radialwände" ist ohne äusseren Druck nicht vorhanden.
19. Die Kohäsionsfalten sind nicht bleibend, weil die feuchten Fasern infolge ihrer unverminderten Elastizität sofort nach dem Reissen des Lumen-Wassers in die Normalstellung zurückgehen und die Membranen wieder spannen.
20. Die *definitiven Membranfalten* können bewirkt werden:
    a) durch Einklemmung schwächerer Zellen zwischen stärker sich einkrümmenden Zellgruppen bei wenigstens doppelschichtigem Faserzellgewebe;
    b) durch zu stark konvergierende Krümmungsrichtung benachbarter Fasern;
    c) durch zu schwache Eigenschrumpfung der dünnen Membran im Vergleich zu den Schrumpfungswirkungen der an sie grenzenden Fasern.

▽ ▽ ▽

Diese Arbeit wurde im Jahre 1906 und Anfangs 1907 im *Botanischen Institut der Universität Freiburg (Schweiz)* ausgeführt. Ich erlaube mir, an dieser Stelle Herrn Professor *Ursprung*, meinem sehr verehrten Lehrer, auf dessen Anregung hin ich dieselbe unternommen habe, für das rege Interesse und die wertvollen Ratschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Für freundliche Mitteilung von Literatur und Material danke ich ferner Herrn Professor *Kathariner*.

Literatur.

Die blossen, eingeklammerten Zahlen hinter den Namen der Autoren im Text verweisen auf die hier folgenden Nummern, p. markiert die Seitenzahl, a. das Jahr. Steht im Text nur *eine* Zahl beim Autornamen, so ist es die Seitenzahl. Siehe die Anmerkung Seite 7.

1) *Ambronn,* Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskop, Leipzig 1892.

2) *Brodtmann* Fr., Ueber die Funktion der mechanischen Elemente beim Farnsporangium und bei der Anthere. Dissertation Erlangen 1898.

3) *Chatin,* Causes de la déhiscence des anthères. Comptes rendus de l'académie des scienses, tome 70. Paris 1870.

4) *Chatin,* De l'anthère, recherches sur le développement, la structure et les fonctions de ses tissus. Paris 1870.

5) *Colling* J. F., Das Bewegungsgewebe der Angiospermen-Staubbeutel. Dissertation Berlin 1905.

6) *Damm* O., Der Oeffnungsmechanismus der Antheren bei den Angiospermen. Naturwissenschaftliche Rundschau, XXI. September 1906,

7) *Haberlandt* G., Physiologische Pflanzenanatomie. III. Aufl. Leipzig 1904.

8) *Jost* L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.

9) *Kamerling* Z., Zur Biologie und Physiologie der Zellmembran. 1897.

10) *Leclerc du Sablon,* Recherches sur la structure et la déhiscense des anthères. Annales des scienses naturelles. Botanique VII. S., tome I. Paris 1885.

11) *Meyen,* Neues System der Pflanzenphysiologie. Berlin 1837 bis 1839.

12) *Mirbel,* Observations sur un système d'anatomie comparée des végétaux, fondé sur l'organisation de la fleur; lu le 9 Mai 1806. In den Mémoires de la classe des scienses mathém. et phys. de l'Institut de France. Paris 1808.

13) *Mirbel*, Complément des observations . In den Mémoires de l'académie royal des scienses de l'Institut de France, tome XIII. Paris 1835.
14) *Mohl* H. v., Ueber die fibrösen Zellen der Antheren. Flora 1830.
15) „ Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845.
16) *Purkinje* J., De cellulis antherarum fibrosis necnon de granorum pollinarium formis commentatio phytotomica. Vratislaviae MDCCCXXX.[1])
17) *Schinz* H., Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke. Dissertation Zürich 1883.
18) *Schrodt* J., Das Farnsporangium und die Anthere. Regensburg 1885.
19) „ Der mechanische Apparat zur Verbreitung der Farnsporen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Berlin, Jahrgang 1885.
20) „ Neue Beiträge zur Mechanik der Farnsporangien. Flora 1887.
21) „ Beiträge zur Oeffnungsmechanik der Cycadeen-Antheren. Flora 1888.
22) „ Zur Oeffnungsmechanik der Staubbeutel. Berichte der D. B. G. 1901.
23) *Schwendener* S., Ueber Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen. Sitzungsberichte der Königl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1887.
24) „ Ueber den Oeffnungsmechanismus der Antheren. Sitzungsberichte der K. p. Ak. d. W., Berlin 1899.
25) *Steinbrinck* C., Ueber die Abhängigkeit der Richtung hygroskopischer Spannkräfte von der Zellwandstruktur. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft[2]), Bd. VI, 1888.
26) „ Grundzüge der Oeffnungsmechanik von Blütenstaub- und einigen Sporenbehältern. Botanisch Jaarboek, Gent 1895.
27) „ Zur Oeffnungsmechanik der Blütenstaubbehälter. Vorläufige Mitteilung. Berichte der D. B. G. XIII, 1895.

[1]) In *schönem Latein* geschrieben.
[2]) Abgekürzt: Berichte der D. B. G.

28) *Steinbrinck* C., Zur Kritik von Bütschli's Anschauungen über die Schrumpf- und Quellungsvorgänge in der pflanzlichen Zellhaut. Berichte der D. B. G. XV, 1897.

29) „ Der Oeffnungs- und Schleudermechanismus des Farnsporangiums. Berichte der D. B. G. XV, 1897.

30) „ Ist die Kohäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen Zellen die Ursache der Schrumpfungsbewegungen von Antherenklappen, Sporangien und Moosblättern? Vorläufige Mitteilung. Berichte der D. B. G. XVI, 1898.

31) „ Ueber den hygroskopischen Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaaren. In Botanische Untersuchungen, S. Schwendener zum 10. Februar 1899 dargebracht. Berlin 1899. Zitiert zuweilen als „Schwendener Festschrift".

32) „ Ueber elastische Schwellung (Entfaltung) von Geweben und die mutmassliche Saugwirkung gedehnten Wassers. Berichte der D. B. G. XVII, 1899.

33) „ Zum Vorkommen und zur Physik der pflanzlichen Kohäsionsmechanismen. Berichte der D. B. G. XVII, 1899.

34) „ Ueber die Verdrängung der Luft angeschnittener Pflanzenzellen durch Flüssigkeiten. Berichte der D. B. G. XVII, 1899.

35) „ Zur Frage der elastischen Schwellung von Pflanzengeweben. Berichte der D. B. G. XVIII, 1900.

36) „ Zur Terminologie der Volumänderungen pflanzlicher Gewebe und organischer Substanzen bei wechselndem Flüssigkeitsgehalt. Berichte der D. B. G. XVIII, 1900.

37) „ Ist die Luftdurchlässigkeit einer Zellmembran ein Hindernis für ihre Schrumpfelung? Berichte der D. B. G. XVIII, 1900.

38) „ Ueber die Grenzen des Schrumpfelns. Berichte der D. B. G. XVIII, 1900.

39) „ Ueber Auftreten und Wirkungen negativer Flüssigkeitsdrucke in Pflanzenzellen. Physikalische Zeitschrift, 2. Jahrgang, 1901.

40) „ Zum Oeffnungsproblem der Antheren, Berichte der D. B. G. XIX, 1901.

41) *Steinbrinck* C., Kohäsions- oder hygroskopischer Mechanismus? Berichte der D. B. G. XXI, 1903.
42) „ Zur Theorie des Schenkelhebers. II. Zeitschrift für den physikalischen und chemischen Unterricht. XVIII, 1905.
43) „ Einführende Versuche zur Kohäsionsmechanik von Pflanzenzellen nebst Bemerkungen über den Saugmechanismus der wasserabsorbierenden Haare von Bromeliaceen. Flora oder allg. bot. Zeitung, 1905.
44) „ Ueber Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biologisches Zentralblatt. September 1906.
45) *Strasburger* E., Lehrbuch der Botanik. 6. Aufl. Jena 1904.
46) „ Das kleine botanische Praktikum. 4. Aufl. Jena 1902.
47) *Treviranus* L. Ch. Physiologie der Gewächse. Bonn, Bd. II, 1888.
48) *Ursprung* A., Der Oeffnungsmechanismus der Pteridophytensporangien. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. XXXVIII. Leipzig 1903.
49) „ Beiträge zum Bewegungsmechanismus einiger Pteridophytensporangien. Berichte der D. B. G. XXII, 1904.
50) „ Ueber den Bewegungsmechanismus des Trichia-Capillitiums. Berichte der D. B. G. XXIV, 1906.
51) *Weinschenk* E., Anleitung zum Gebrauch des Polarisationsmikroskops. 2. Aufl. Freiburg Breisgau 1906.

Erklärung zu den Figuren der Tafel.

Gruppe I stellt nur *Aussenwände* dar, d. h. jene Wände, welche gegen die Epidermis zu liegen und dieser parallel gehen. *a* Aussenwand einer Griffzelle; die Membran, welche sich zwischen den Faserspitzen ausbreitet, nenne ich Polmembran. Schematisch. *b* Aussenwände von einem Faserzellgewebe bei *Tulipa;* 200 mal vergrössert. *c* bis *g* Aussenwände wassergefüllter Faserzellen bei *Tulipa,* aus der mittleren Zone der Antherenklappe; 515 mal vergrössert.

Gruppe II. Innenwände bei *Tulipa,* mittlere Klappenzone: 515 mal vergrössert.

Gruppe III. Faserzellen von der *Randpartie* der Klappen bei Tulipa; 340 mal vergrössert. Die gleichen Formen kommen oft auch in der *mittleren* Klappenzone der *innersten* Schichten bei Tulipa vor.

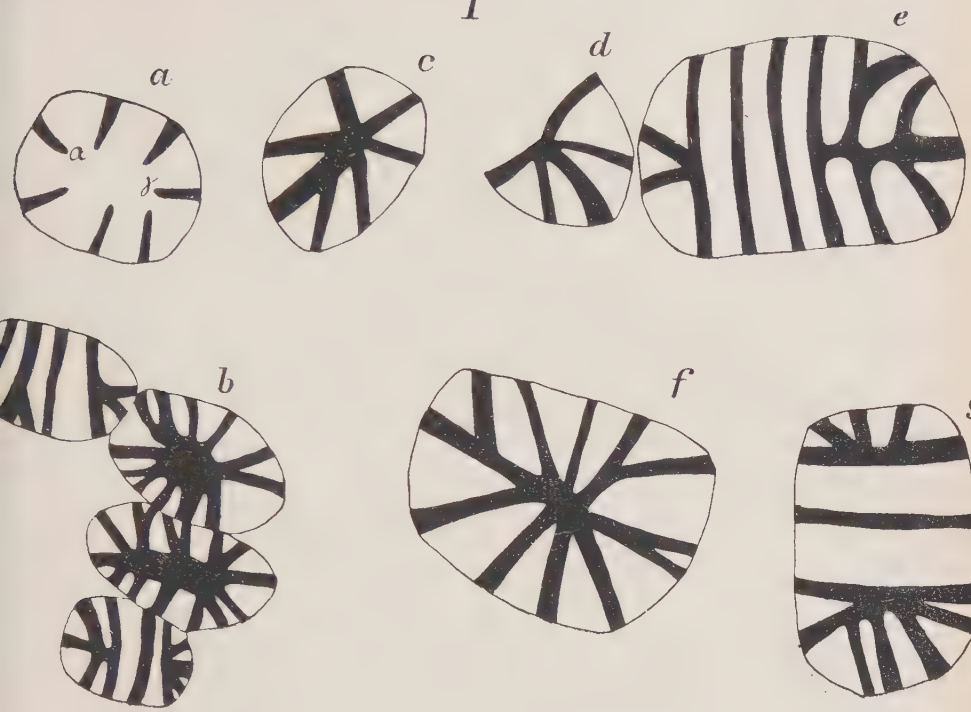
Gruppe IV. Aussenseite einer Faserzellenpartie in der Zone der *starken Krümmung;* 58 mal vergrössert. Die Parallelstriche deuten die Richtungen der durchgehenden, teilweise isolierten Faserzellbögen an (solche Bögen finden sich in den Zellen der Figuren e, g, h i, in einer Zelle der Figur k und in zweien der Figur b). *Alle nicht* mit den Parallelstrichen bezeichneten Zellen haben in der Aussenwand Faserplatten oder zentrale Anastomosen *ohne* isolierte Faserbögen (wie die Zellen der Figuren c, d, f, zwei Zellen der Figur b, eine der Figur k). Der Doppelpfeil hat die Richtung der Längsaxe der Anthere.

Bemerkungen. Die Zellen von b, c, e, f, g und n wurden *durch die Epidermis hindurch gezeichnet.* Bei d war dagegen die Epidermis, sowie ein Stück der Faserzelle weggerissen; das gezeichnete Stück war noch fest mit dem Gewebe verbunden.

Mit Ausnahme von a wurden alle Zeichnungen der vier Gruppen *mit Prisma* hergestellt. Zu I b und IV wurden Trockenobjektive, zu den übrigen Oelimmersion benutzt.

Tafel

I



II.

III.

IV.

Inhalts-Verzeichnis.

Seite

Titel 1

Widmung 3

Erster Teil. Geschichtlicher Stand der Frage im Allgemeinen.

1. *Uebersicht über die bisherigen Anschauungen und Widersprüche* . 5
2. *Gründe für Annahme des Kohäsionsmechanismus* 7
3. *Gründe für Annahme des hygroskopischen Mechanismus* . . 9
4. *Vergleichungsresultat* 10

Tulipa als Versuchsobjekt 11

Zweiter Teil. Anatomie.

1. *Anatomie der reifen Tulipa-Anthere* 12
2. *Die Fasersysteme* 15
3. *Ueber den innern Bau der Fasern. Polarisationsresultate* . . 20
4. *Die Tapetenreste* 21
5. *Chemische Beschaffenheit der Wände im Allgemeinen.*

A. Wirkung conc. Schwefelsäure 21

B. Chemische Farbenreaktionen 22

Dritter, physiologisch-physikalischer Teil. Sekundäres Oeffnen der Tulipa-Anthere.

Einleitung. Bemerkungen zur Terminologie 24

1. *Passivität oder Aktivität der Epidermis* 26
2. *Verhalten der Tapetenreste* 28
3. *Die Bewegung der Faserzellschichten.*

A. Die Zuckungen 29

Bedingungen eines typischen Kohäsionsmechanismus . 33

Folgen der anatomischen Verhältnisse bei Tulipa . . . 34

B. Grösse und Bedeutung der Kohäsionskontraktion . . 37

Schlüsse 41

C. Prinzipieller Gegensatz zwischen Kohäsion und Hygroskopie . 42

D. Verlauf und Grösse der hygroskopischen Schrumpfung . . 45

Schluss 47

Differenzen bei verschiedener Trockendauer . . . 47

Differenzen bei Erhitzung 48

Anatomische Grundlagen der Krümmungen 49

Einwand von Steinbrinck 51

4. *Mechanische Funktion der Fasern und der Membranen.* Seite

A. Aktivität der Fasern 54

a) Mathematischer Beweis 55

b) Mikroskopischer Beweis 57

B. Die dünne Membran 65

C. Die dünne Membran und die elastische Entfaltung nach Steinbrinck 72

D. Arten der Membranfalten und Ausglättungen 76

Rekapitulation der wichtigsten Ergebnisse 77

Literatur 80

Erklärung zu den Figuren der Tafel 84

Tafel 85

Inhaltsverzeichnis 87

Vitae curriculum.

Bürgerlich von Altstätten (Ct. St. Gallen), geboren daselbst am 11 Mai 1870, wuchs ich auf unter der Obhut meiner vortrefflichen Eltern Jacob und Sophie Schneider-Hongler. Ich besuchte die katholische Primarschule*) und während $1\,^1/_2$ Jahren die katholische Realschule*) meines Heimatortes. Nachher machte ich die Gymnasialstudien in Engelberg (Ct. Unterwalden), welche ich im Sommer 1890 abschloss. Im darauffolgenden Herbst wurde ich an der Universität Innsbruck immatriculiert, wo ich (neben propädeutischer Philosophie in den ersten zwei Semestern) drei Semester Theologie hörte, deren Studium ich während weiteren fünf Semestern an der Universität Freiburg i. d. Schweiz fortsetzte. Nach Absolvierung des Seminarkurses in St. Georgen bei St. Gallen wurde ich am 21. März 1896 vom hochwürdigsten Bischof Augustinus Egger in St. Gallen zum römisch-katholischen Priester geweiht. Daraufhin wirkte ich in der Seelsorge und setzte das Studium privatim fort; im Juni 1898 machte ich die Doktoratsprüfung in der Theologie; im folgenden Monat wurde ich Pfarrverweser in Ganterswil. Vom Sommer 1899 an Pfarrer in Au (Ct. Thurgau), betrieb ich neben Erfüllung der Seelsorgspflichten teilweise naturwissenschaftliche Studien. Mit Gutheissung des hochwürdigsten Bischofs Dr. Augustinus Egger bezog ich nach Niederlegung des Pfarramtes im Oktober 1903 aufs neue die Universität und hörte drei Semester Naturwissenschaften in Freiburg (Schweiz), dann eines, nebst medizinischen und philosophischen Fächern, in Zürich und darauf wiederum drei Semester in Freiburg, wo ich am 9. Februar 1907 das Rigorosum bestand.

Ich hörte folgende Professoren und Dozenten: In *Innsbruck,* an der *theologischen Fakultät;* Biederlack, Flunk, † Kern, Limburg, Michael, † Nilles, Nisius, Noldin, † Stentrup, Straub; in *Freiburg,* an der *theologischen Fakultät:* Beck, Berthier, Boisdron, Coconnier, Esser, Fritsch, Kirsch, Mandonnet, del Prado, Zapletal; an der *philosophischen Fakultät:* † Hardy, Jostes, Michel, Sturm; an der *mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät:* Baumhauer, Bistrzycky, Breuil, Brunhes, Daniels, Dhéré, de Girard, Girardin, Gockel, Kathariner, v. Kowalski, Lerch, Ursprung; in *Zürich,* an der *philosophischen Fakultät I. Sektion:* Wreschner; *II. Sektion (mathematisch-naturwissenschaftliche):* A. Ernst, Grubenmann, Heim, Hescheler, Martin; an der *medizinischen Fakultät:* Brünings, Gaule, Höber, v. Monakow, Silberschmidt. Allen diesen Herren spreche ich meinen besten Dank aus.

*) In *Altstätten* haben die Katholiken und Protestanten eigene Primar- und Realschulen.